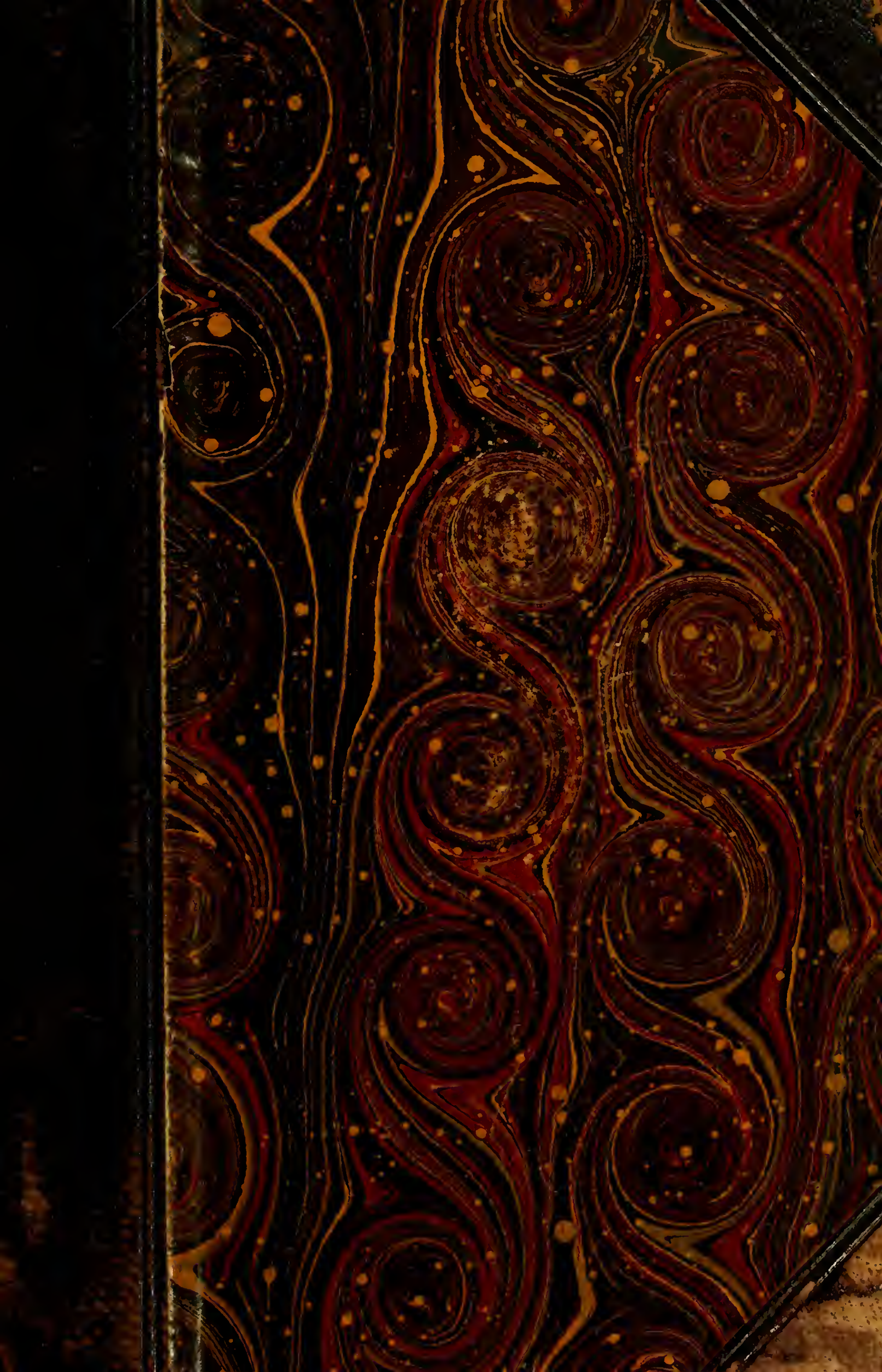
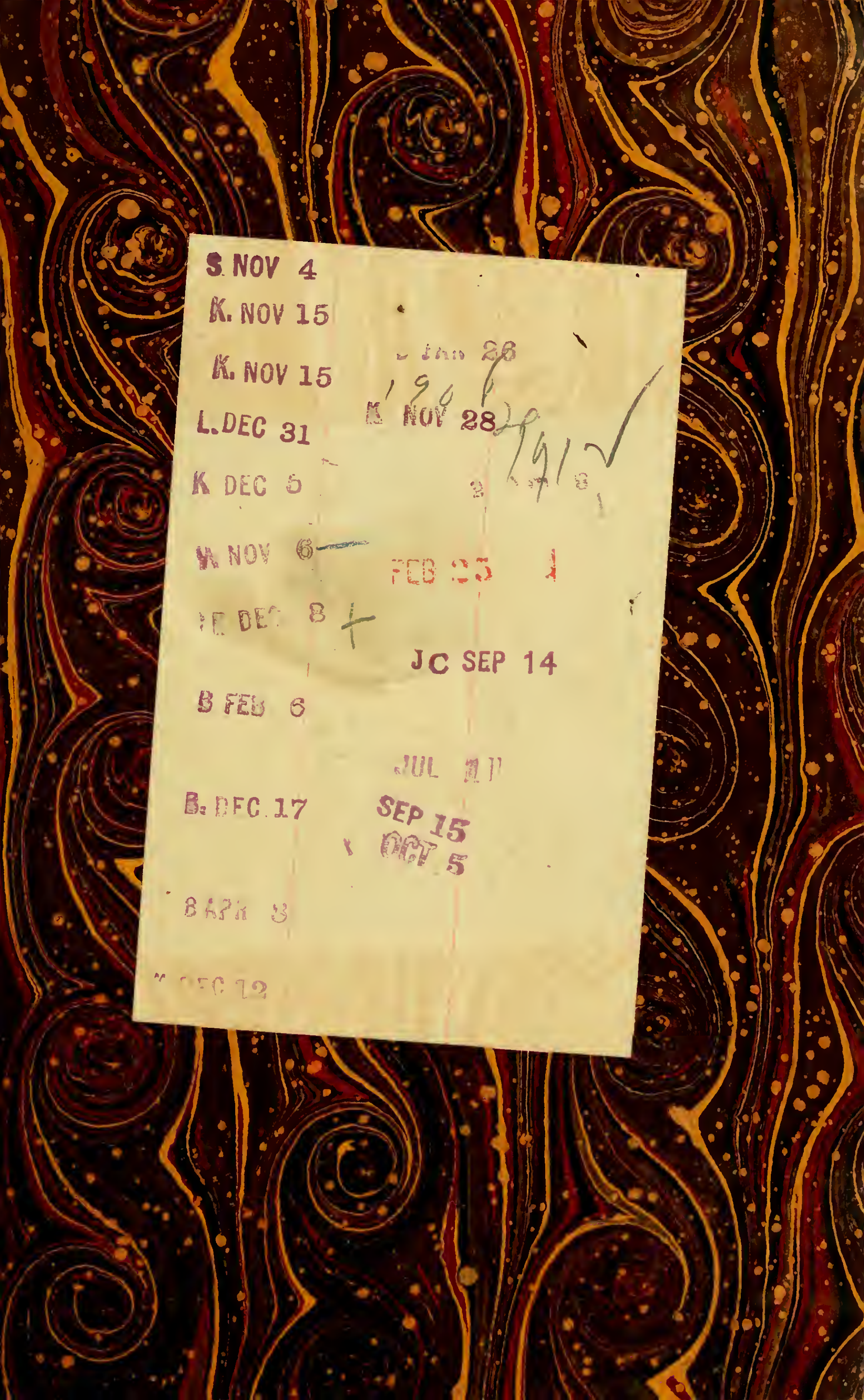



Shelf No.
3825.85
Vol. 1
FOUNDED 1852
SICUT PATRIBUS SIT DEUS NOBIS
BOSTONIA
CONDITA A.D. 1630.
CIVITATIS REGIMINE DONATA A.D. 1822.
BOSTON PUBLIC LIBRARY
GIVEN BY
Bigelow Fund.
Received: April 23, 1898


S. NOV 4
K. NOV 15
K. NOV 15
L. DEC 31
K DEC 5
NOV 28
1914
JC SEP 14
B FEB 6
B. DEC 17
SEP 15
OCT 5



KEIMESGESCHICHTE

DES

MENSCHEN

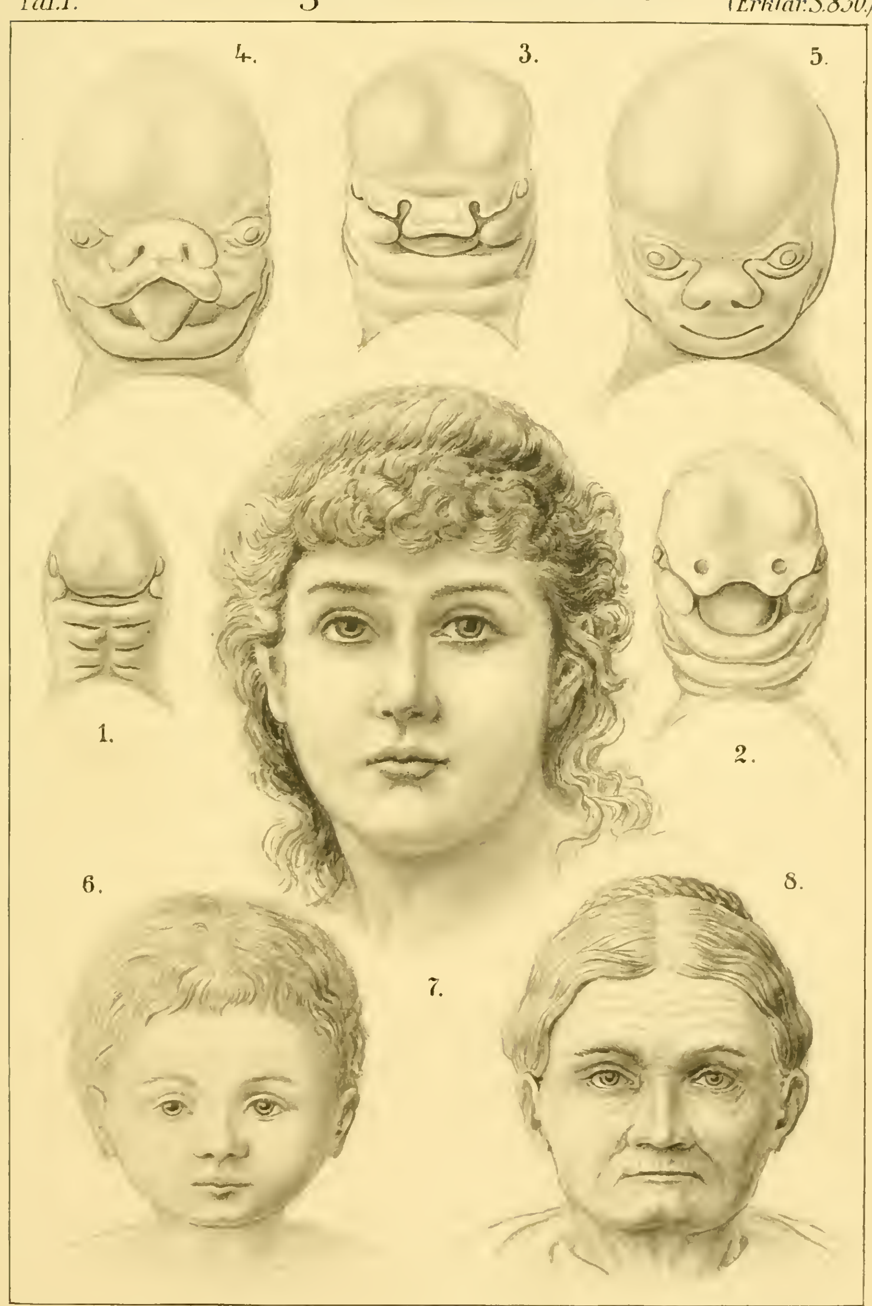
ERSTER THEIL DER ANTHROPOGENIE

VIERTE UMGEARBEITETE AUFLAGE

Wenn Ihr vielleicht vermisst in diesem Buch die Einheit,
Statt grosses Ganzen seht der Einzelheiten Kleinheit;
Doch eine Einheit ist, und doppelte darin:
Die Einheit in der Form, die Einheit auch im Sinn.

FRIEDRICH RÜCKERT.

Taf.I. Keimesgeschichte des Antlitzes. (Erklär. S. 830.)



Anthropogenie, IV Aufl.

E. Haeckel del.

Photogravure u. Druck H. Riffarth, Berlin.





ANTHROPOGENIE

ODER

ENTWICKELUNGSGESCHICHTE

DES

MENSCHEN

KEIMES- UND STAMMES-GESCHICHTE

VON

ERNST HAECKEL

MIT 20 TAFELN, 440 HOLZSCHNITTEN UND 52 GENETISCHEN TABELLEN

VIERTE, UMGEARBEITETE UND VERMEHRTE AUFLAGE

ERSTER THEIL

KEIMESGESCHICHTE ODER ONTOGENIE

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1891.

KEIMESGESCHICHTE

DES

MENSCHEN

WISSENSCHAFTLICHE VORTRÄGE ÜBER DIE GRUNDZÜGE DER MENSCHLICHEN ONTOGENIE

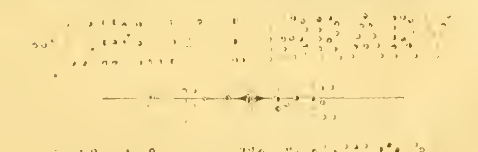
ERSTER THEIL DER ANTHROPOGENIE

VON

ERNST HAECKEL

DR. PHIL., DR. MED., DR. JUR.,
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

VIERTE, UMGEARBEITETE UND VERMEHRTE AUFLAGE



LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1891.

Inhaltsverzeichniss.

Verzeichniss der Tafeln und ihrer Erklärung.

Verzeichniss der Holzschnitte.

Verzeichniss der genetischen Tabellen.

Vorwort zur vierten Auflage.

Als im Jahre 1874 die erste Auflage der Anthropogenie erschien, und als drei Jahre später die dritte Auflage folgte, lagen die allgemeinen Verhältnisse unserer biologischen Wissenschaft ganz anders, als es heute der Fall ist. Der lebhafte Kampf um die Erkenntniss der höchsten Wahrheiten, welchen 1859 CHARLES DARWIN durch sein epochemachendes Werk über den Ursprung der Arten hervorgerufen hatte, war damals zwar in der Hauptsache schon zu seinen Gunsten entschieden. Allein der wichtigste Folgeschluss der neuen, durch seine Selections-Theorie erst fest begründeten Abstammungslehre, ihre Anwendung auf den Menschen, stiess noch in weiten Kreisen auf den lebhaftesten Widerstand.

Den ersten Versuch, der hypothetischen Ahnen-Reihe des Menschen näher zu treten und die einzelnen historischen, zu seiner Bildung hinführenden Stufen der thierischen Organisation zu ermitteln, hatte ich 1866 in meiner Generellen Morphologie unternommen und 1868 in meiner Natürlichen Schöpfungsgeschichte weiter ausgeführt. Dabei war mir immer mehr die fundamentale Bedeutung klar geworden, welche der empirische Schatz der menschlichen Keimesgeschichte für die theoretische Construction unserer Stammesgeschichte besitzt. Langjährige Beschäftigung mit der menschlichen Embryologie und akademische Vorlesungen über diese elementare Basis der physischen Anthropologie ermuthigten mich, den schwierigen Versuch ihrer Anwendung auf unsere Phylogenie zu wagen.

Die volle Anwendung des biogenetischen Grundgesetzes auf den Menschen schien mir um so mehr geboten und ergiebig, als die grosse Mehrzahl der Embryologen damals noch Nichts davon wissen wollte. Das einzige, in vier Auflagen weit verbreitete Lehrbuch

der Entwickelungsgeschichte des Menschen, welches seit dem Jahre 1859 diese Wissenschaft im Zusammenhange übersichtlich darstellte, dasjenige von ALBERT KÖLLIKER, vertrat einen völlig entgegengesetzten Standpunkt; selbst noch in der neuesten Auflage desselben (1884) bleibt der verdienstvolle Verfasser bei der Ansicht, „dass die Entwickelungsgesetze der Organismen noch gänzlich unbekannt seien; es wird, im Gegensatze zu der DARWIN'schen allmählichen Umbildung der Organismen in einander, eine sprungweise Umbildung angenommen".

Gegenüber diesen dualistischen, damals noch die weitesten Kreise beherrschenden Anschauungen versuchte ich nun 1874, in der ersten Auflage der Anthropogenie, meine monistische Auffassung der embryologischen Erscheinungen zum Ausdruck zu bringen. Dabei ging ich von folgenden leitenden Grundsätzen aus: 1) Es besteht ein unmittelbarer ursächlicher Zusammenhang zwischen den empirischen Thatsachen der menschlichen Keimesgeschichte und der hypothetischen Stammesgeschichte unseres Geschlechts, welche aus bekannten Gründen unserer directen Beobachtung grösstentheils entzogen ist. 2) Dieser mechanische Causal-Nexus findet seinen einfachsten Ausdruck in dem biogenetischen Grundgesetze: Die Ontogenie ist eine kurze und unvollständige Recapitulation der Phylogenie. 3) Der phylogenetische Process, die stufenweise Entwickelung der höheren Wirbelthier-Ahnen des Menschen aus einer langen Reihe von niederen Thierformen, ist eine sehr verwickelte historische Erscheinung, welche sich aus zahlreichen Vererbungs- und Anpassungs-Vorgängen zusammensetzt. 4) Jeder einzelne von diesen Vorgängen beruht auf physiologischen Functionen des Organismus und lässt sich entweder auf die Thätigkeit der Fortpflanzung (Vererbung) oder auf diejenige der Ernährung (Anpassung) zurückführen. 5) Die Thatsachen der menschlichen Embryologie sind nur durch Vererbung von phylogenetischen Processen erklärbar, wobei jedoch die palingenetischen Erscheinungen kritisch von den cenogenetischen zu sondern sind. 6) Nur die palingenetischen Thatsachen (wie z. B. die vorübergehende Bildung der Chorda, der Urnieren, der Kiemenbogen) sind direct für die Erkenntniss unserer thierischen Ahnenreihe zu verwerthen, weil sie auf Vererbung von Anpassungen entwickelter Thiere beruhen. 7) Dagegen besitzen die cenogenetischen Thatsachen (wie z. B. die embryonale Bildung des Dottersacks, der Allantois, der paarigen Herz-Anlage) für unsere Phylogenie nur ein untergeordnetes oder indirectes In-

teresse, da sie durch Anpassung der Keime an die Bedingungen ihrer embryonalen Entwickelung entstanden sind. 8) Die zahlreichen Lücken der Phylogenie, welche in dem empirischen Materiale der Ontogenie offen bleiben, werden grösstentheils ausgefüllt durch die Paläontologie und die vergleichende Anatomie.

Die Anwendung dieser allgemeinen biogenetischen Grundsätze auf den besonderen Fall der Entwickelungsgeschichte des Menschen, wie ich sie in der Anthropogenie zuerst versuchte, musste selbstverständlich — als erster selbstständiger Vorstoss auf einem noch unbetretenen Forschungsgebiete — sehr unvollkommen ausfallen; seine Hauptwirkung konnte im besten Falle darin bestehen, die neue Forschungsrichtung zur Geltung zu bringen und andere Naturforscher anzuregen, in ihrem besonderen Arbeits-Gebiete ihren Werth zu erproben. Dass die Anthropogenie in diesem Sinne ihren Zweck vollkommen erreicht hat, scheint mir aus der unbefangenen Vergleichung des damaligen Zustandes unserer Wissenschaft mit dem gegenwärtigen zweifellos hervorzugehen. Die grosse Mehrzahl der Naturforscher, welche seitdem das anziehende Arbeitsfeld der vergleichenden Entwickelungsgeschichte betreten haben, ist heute von der Ueberzeugung durchdrungen, dass die beiden von mir zuerst unterschiedenen Hauptzweige derselben, Ontogenie und Phylogenie, in dem engsten ursächlichen Zusammenhange stehen, und dass die eine ohne die andere nicht verstanden werden kann. Die grosse Mehrzahl der brauchbaren Resultate, welche ihre fleissigen und gründlichen Untersuchungen zu Tage gefördert haben, ist erst dadurch in ihrem wahren Werthe erkannt, dass die ontogenetischen Thatsachen ihre phylogenetische Erklärung gefunden haben. Vor 25 Jahren noch, als die „Generelle Morphologie" erschien, galt den Meisten die menschliche Keimesgeschichte als ein wundervolles Märchen, in welchem eine Reihe der sonderbarsten und räthselhaftesten Ereignisse ohne ersichtlichen Grund eines inneren ursächlichen Zusammenhanges aneinander gekettet ist. Heute dagegen erblicken wir in dieser Kette von wunderbaren Verwandlungen eine geschichtliche Urkunde ersten Ranges, einen Schöpfungsbericht, der uns über die wichtigsten Veränderungen in Körperbau und Lebensweise, in innerer Structur und äusserer Gestaltung unserer thierischen Vorfahren bedeutungsvolle Aufschlüsse giebt.

Die glänzenden Fortschritte, welche die vergleichende Entwickelungsgeschichte in den beiden letzten Decennien gemacht hat, werden häufig in äusserlichen Ursachen gesucht: in der grossen

Anzahl neuer Arbeiter, welche sich diesem Gebiete zugewendet haben, in der Vervollkommnung der technischen Untersuchungs-Methoden, in der Ausbildung der dabei verwendeten Instrumente. Gewiss sind diese Fortschritte, insbesondere diejenigen, die wir dem vervollkommneten Mikroskop und Mikrotom verdanken, sehr hoch zu schätzen, sie erhalten aber ihren vollen Werth erst durch die Anwendung der phylogenetischen Methoden. Denn diesen letzteren verdanken wir jene ungeheuere Erweiterung unseres intellectuellen Gesichtskreises, welche uns gestattet, die ganze Wunderwelt des organischen Lebens vom Anbeginn bis zur Gegenwart als einen grossen mechanischen Naturprocess historisch zu verstehen. Der Phylogenie „ist es vorbehalten, die bildenden Kräfte des thierischen Körpers auf die allgemeinen Kräfte oder Lebensrichtungen des Weltganzen zurückzuführen". Indem die Stammesgeschichte ihr erklärendes Licht auf das räthselvolle Bild der Keimesgeschichte fallen lässt, enthüllt sie uns die wahren Entwickelungs-Gesetze.

Dass dieser Weg hier allein zum Ziele führt, und dass die Thatsachen der Ontogenie nur durch die Hypothesen der Phylogenie wirklich erklärt werden können, hat sich mit jedem Jahre deutlicher herausgestellt. Mit jedem Jahre ist auch die Zahl und das Gewicht der Thatsachen gewachsen, die wir zwei anderen Forschungsgebieten entlehnen, den beiden grossen Schwester-Wissenschaften der Paläontologie und der vergleichenden Anatomie. Der tiefe innere Zusammenhang, in welchem die historischen Urkunden dieser beiden Wissenschaften mit denjenigen der Ontogenie stehen, tritt immer klarer und überzeugender hervor, je mehr wir von allen drei Geschichtsquellen kennen lernen; immer überzeugender ergiebt sich daraus die Nothwendigkeit, alle drei Urkunden gleichmässig zu verwerthen und kritisch vergleichend beim Aufbau unserer Stammesgeschichte zu benutzen.

Diese leitenden Principien, die ich schon in der ersten Auflage der Anthropogenie befolgte und geltend machte, habe ich in dieser vierten Auflage weit umfassender angewendet und weit eingehender ausgeführt, entsprechend den grossartigen Erweiterungen und Vertiefungen, welche unser biologisches Wissen in den letzten fünfzehn Jahren auf jenen drei Gebieten erfahren hat. In der Anerkennung und Verwerthung dieser biogenetischen Grundsätze befinde ich mich in fundamentalem Gegensatze zu jener rein descriptiven, sogenannten „exacten" Richtung der Entwickelungsgeschichte, welche die genaueste Beschreibung der embryologischen

Thatsachen als ihre einzige rechtmässige Aufgabe betrachtet. Wenn diese „descriptive Embryologie“ trotz ihrer principiellen Beschränkung zu einer Erklärung der von ihr beschriebenen Thatsachen sich zu erheben versucht, so nimmt sie den stolzen Titel der „physiologischen Entwickelungsgeschichte“ an; sie glaubt die wahren mechanischen Ursachen jener ontogenetischen Thatsachen dann gefunden zu haben, wenn sie dieselben auf einfache physikalische Verhältnisse, Krümmung und Faltenbildung elastischer Platten, Einstülpung hohler Blasen und dergl. zurückführt. Welche Früchte diese „exacte“ Methode physiologischer Ontogenie hervorbringt, zeigen die berühmte Schneider-Theorie, Briefcouvert-Theorie, Parablasten-Theorie u. s. w., welche ich im dritten Vortrage kritisch beleuchtet habe (S. 53).

Der Hauptfehler dieser sogenannten exacten oder physiologischen (— besser „pseudomechanischen“ —) Richtung in der Entwickelungsgeschichte liegt darin, dass sie höchst verwickelte historische Vorgänge als einfache physikalische Erscheinungen auffasst. Wenn z. B. das Markrohr am Keime der Wirbelthiere sich von der Hautdecke abschnürt, oder wenn an seinem angeschwollenenen Vorderende die fünf Hirnblasen durch Querfalten geschieden werden, so scheinen das, äusserlich betrachtet, sehr einfache physikalische Vorgänge zu sein. Wirklich verständlich werden uns dieselben aber erst, wenn wir sie auf ihre wahren phylogenetischen Ursachen beziehen und uns überzeugen, dass jeder dieser anscheinend einfachen Keimungs-Processe die erbliche, durch abgekürzte Vererbung modificirte Wiederholung einer langen historischen Umbildungs-Kette ist, an deren Zustandekommen in der Stammesgeschichte unserer thierischen Vorfahren Tausende von einzelnen Anpassungs- und Vererbungs-Processen im Laufe von Jahrmillionen mitgearbeitet haben. Natürlich ist jeder einzelne dieser physiologischen Processe wieder zuletzt durch mechanische Ursachen, durch physikalische und chemische Erscheinungen bedingt gewesen; aber als längst vollzogene „prähistorische“ Ereignisse sind dieselben unserer directen und exacten Untersuchung völlig entzogen.

Die Grundirrthümer jener anspruchsvoll auftretenden „Entwickelungs-Mechanik“ und ihren principiellen Gegensatz zu unseren phylogenetischen Methoden habe ich bereits früher kritisch beleuchtet, in meinen Schriften über „Ziele und Wege der heutigen Entwickelungsgeschichte“ (1875) und über „Ursprung und Entwickelung der thierischen Gewebe“ (1884). Auf die besonderen

Angriffe, welche jene „pseudomechanische oder tectogenetische“ Schule fortdauernd gegen meine Anthropogenie richtet, habe ich in dem Apologetischen Schlussworte dieser Auflage noch Einiges erwidert. Man hat sich vielfach gewundert, wie eine so oberflächliche, bloss auf den äusseren Schein der Keimungs-Vorgänge gerichtete und ihr inneres historisches Wesen ignorirende Richtung längere Zeit hindurch einen so ansehnlichen Erfolg erringen konnte. Die Lösung dieses Räthsels dürfte vor Allem in ihrer Beschränktheit zu suchen sein. Diese Beschränkung der pseudomechanischen Schule zeigt sich in dreifacher Beziehung: erstens beschränkt sie sich in der Benutzung des empirischen Materials, indem sie von den drei grossen „Schöpfungs-Urkunden“ nur eine einzige, die Ontogenie in Betracht zieht, die beiden anderen, Paläontologie und vergleichende Anatomie ignorirt; zweitens beschränkt sie sich in der wissenschaftlichen Methode, indem sie die genaueste, „mit Zirkel, Maassstab und Gewicht“ ausgeführte Beschreibung der einzelnen Keimformen als einzige Aufgabe betrachtet; drittens endlich beschränkt sie sich in der philosophischen Erkenntniss, indem sie jede Vergleichung mit verwandten Erscheinungen, sowie die Beziehungen der einzelnen Theile zum Ganzen ausschliesst. Diese dreifache Beschränkung — in sich eine dreifache Fehlerquelle von gefährlichster Wirkung — findet aber an vielen Orten ein warmes Entgegenkommen, in einer Zeit, in welcher überhaupt der bornirteste Specialismus allenthalben seine Triumphe feiert, in welcher das Studium der Geschichte auf den Kopf gestellt wird, und in welcher jeder denkende Naturforscher, der den Zusammenhang der Erscheinungen im Auge behält, als „Naturphilosoph“ in den Bann gethan wird. Trotz alledem bleibt die Entwickelungsgeschichte eine historische, keine exacte Naturwissenschaft.

Wenn meine Anthropogenie überhaupt ein Verdienst besitzt, so ist es das, ihre grosse historische Aufgabe stets als ein einziges einheitliches Ganzes im Auge behalten und die Beziehungen aller Theile zum Ganzen verfolgt zu haben. Denn auch hier gilt GOETHE's Wort: „Auf die Beziehungen kömmt Alles an“! Die Entwickelung des einzelnen Menschen aus einer einfachen Zelle, die wunderbare Formenkette, welche diese Stammzelle während ihrer Keimung durchläuft, ist in meinen Augen eine der grossartigsten und interessantesten Natur-Erscheinungen; und sicherlich für jeden denkenden Menschen eine von denjenigen Thatsachen, deren Erforschung am meisten fesselt und die tiefsten Räthsel des Menschenlebens enthält. Die principielle Lösung dieser Räthsel giebt

uns aber nur LAMARCK's Descendenz-Theorie an die Hand, indem sie die „Vererbung von Anpassungen“ oder die „Erblichkeit erworbener Eigenschaften“ als die wahre „mechanische Ursache“ nachweist, welche im Laufe unserer langen Stammesgeschichte die stufenweise aufsteigende Entwickelung unserer thierischen Ahnen-Reihe bewirkt hat. Die Schwierigkeiten, welche diese ältere Abstammungslehre, der „Lamarckismus“ (1809) noch nicht überwinden konnte, hat später mit glücklichstem Erfolge CHARLES DARWIN (1859) beseitigt, indem er die natürliche Zuchtwahl oder Selection als den grossen Regulator einführte, welcher „im Kampfe um's Dasein“ die Wechselwirkung der Vererbung und Anpassung regelt.

Mit Unrecht hat man neuerdings diesen „Darwinismus“ in principiellen Gegensatz zu jenem „Lamarckismus“ gebracht. Eine neue Schule des Transformismus (— die man im eigentlichsten Sinne als Hyper-Darwinismus bezeichnen könnte —) will freilich der Selection alle Thätigkeit bei der Umbildung der organischen Formen zuschreiben und schliesst dabei sonderbarer Weise jene Erscheinung völlig aus, welche nach meiner Ansicht die wichtigste von allen ist: die Vererbung von Anpassungen. Mit grösstem Erfolge hat diese Ansicht im Laufe der letzten acht Jahre in Deutschland AUGUST WEISMANN vertreten, in England GALTON, WALLACE, RAY-LANKESTER u. A. Unbeschadet der grossen Verdienste, welche sich WEISMANN durch viele vortreffliche Arbeiten um die Förderung der Zoologie und des Transformismus erworben hat, muss ich doch gestehen, dass ich seine allgemeinen, mit so viel Beifall aufgenommenen Theorien, die Lehre vom Keimplasma, von der Unsterblichkeit der Einzelligen u. s. w., für ganz unhaltbar ansehe. Ich habe dieser Ueberzeugung schon in der letzten (VIII.) Auflage meiner Natürlichen Schöpfungsgeschichte Ausdruck gegeben (1889). Die gründlichste Widerlegung der WEISMANN'schen Theorie hat wohl THEODOR EIMER (1888) gegeben, in seinem werthvollen Werke über „Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens“. Neuerdings hat namentlich der ausgezeichnete amerikanische Transformist LESTER F. WARD dieselbe kritisch beleuchtet (Neo-Darwinism and Neo-Lamarckism, 1891).

Wenn man mit WEISMANN und GALTON die Vererbung erworbener Eigenschaften leugnet, so schliesst man damit den umbildenden Einfluss der Aussenwelt auf die organische Form überhaupt aus. Denn wenn die Anpassung, d. h. die Umbildung durch die Existenz-Verhältnisse, nicht durch Vererbung übertragen wird, dann besitzt sie überhaupt keinen phylogenetischen Werth. Das

ist gerade der grosse Grundgedanke — ebensowohl in der Lamarck-schen Descendenz-Theorie wie in der Darwin'schen Selections-Theorie — dass die Erkenntniss der Beziehungen zwischen der Innenwelt des Organismus und der Aussenwelt seiner Umgebung uns den Einblick in die wahren Ursachen eröffnet, welche die langsame historische Umbildung der Formen bewirken. Dafür ist aber die Vererbung der im individuellen Leben erworbenen Eigenschaften eine unerlässliche Annahme. Weismann behauptet, dass dafür keine Beweise existiren, während nach meiner Anschauung unzählige Thatsachen der Morphologie und Physiologie, der vergleichenden Anatomie und Ontogenie, der Paläontologie und Chorologie ein harmonisches grossartiges Beweis-Material dafür bilden. Selbst die directen experimentellen Beweise, welche er verlangt, sind längst geliefert; unsere ganze künstliche Zuchtwahl beruht auf ihrer Annahme. Ich bin überzeugt, dass kein einziger denkender, unbefangener und praktisch erfahrener Züchter die Vererbung von erworbenen Eigenschaften leugnet.

Durch die neueren Theorien von Weismann, Nägeli u. A. verliert die Descendenz-Theorie den grössten Theil ihres erklärenden Werthes. Denn mit der Verwerfung der bekannten „äusseren Ursachen der Umbildung" werden wir zugleich auf die unbekannten „inneren Ursachen" verwiesen, welche die Entwickelung der organischen Welt zweckmässig leiten sollen: auf jene vagen und ganz inhaltlosen Vorstellungen, welche unter dem Begriffe eines „grossen Entwickelungsgesetzes", eines „physiologischen Wachsthums-Gesetzes", eines „inneren Fortschrittstriebes", eines „inneren treibenden Entwickelungs-Princips" u. s. w. cursiren. Alle diese unbestimmten „inneren Entwickelungsgesetze", welche der Aussenwelt keinen umbildenden Einfluss zugestehen, beruhen im Grunde auf dualistischen und teleologischen Vorstellungen; sie sind unvereinbar mit den monistischen und mechanischen Principien, welche nach unserer Annahme, entsprechend den physikalisch-chemischen Anschauungen der modernen Physiologie, Lebensthätigkeit und Lebens-Bildung der organischen Welt regeln.

Von diesem festen monistischen Standpunkt aus, im Einklang mit den mechanischen Principien von Newton und Kant, Lamarck und Darwin, Karl Ernst von Baer und Johannes Müller, habe ich versucht, auch in dieser neuen Auflage der Anthropogenie die wichtigsten Thatsachen unserer Keimesgeschichte und Stammesgeschichte dem gebildeten Leser vorzuführen. Da das Werk nicht nur bei Naturforschern, Aerzten und Lehrern, sondern auch bei ge-

bildeten Laien verschiedener Berufskreise freundliche Aufnahme gefunden hat, habe ich mich bemüht, aus dem unendlich reichen, zu Gebote stehenden empirischen Material das Wichtigste und Interessanteste hervorzuheben, während ich vieles Untergeordnete nur kurz erwähnt und manches Nebensächliche ganz weggelassen habe. Wahrscheinlich wird das Buch manche kleine Irrthümer in einzelnen Angaben enthalten. Diese bitte ich damit zu entschuldigen, dass ich zwölf Jahre hindurch mit ganz anderen Arbeiten (den Monographien der Radiolarien, Medusen und Siphonophoren) beschäftigt war. Wenn man aber nach so langer Entfernung wieder zu einem so grossen und erhabenen Gegenstande zurückkehrt, wie es unsere menschliche Entwickelungsgeschichte ist, dann erscheint man in höherem Maasse befähigt, das grosse Ganze zu umfassen und zu schildern. Nur auf die naturwahre Darstellung der Grundzüge dieses grossen Ganzen kam es mir an, nicht auf die „exacte“ Beschreibung aller Einzelheiten; diese unterliegt ohnehin, wie bekannt, jährlichen Schwankungen und Verbesserungen. Wer sich über die Einzelheiten unserer Keimesgeschichte näher unterrichten will, der findet dieselben ausführlich in der vortrefflichen „Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere“ von Oscar Hertwig (III. Auflage, 1890). Auch der kürzlich erschienene „Grundriss der Entwickelungsgeschichte der Haussäugethiere“ von Robert Bonnet ist als kurzer Leitfaden sehr zu empfehlen. Ueber die bedeutungsvollen Zeugnisse der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere geben nähere Aufschlüsse die bekannten Lehrbücher von Gegenbaur und Wiedersheim. Die nicht minder wichtigen „Schöpfungs-Urkunden“ aus der Paläontologie der Wirbelthiere haben in den citirten neuen Lehrbüchern von Zittel und Steinmann-Döderlein eine sehr gute Zusammenstellung erfahren.

Der mächtige Zuwachs, durch welchen unsere Kenntnisse auf allen Gebietstheilen der Anthropogenie seit vierzehn Jahren bereichert sind, nöthigte mich, den grössten Theil des Buches gänzlich umzuarbeiten. Dabei konnte ich zu meiner Genugthuung mich überzeugen, dass die meisten und wichtigsten, in der ersten Auflage gegebenen Grundanschauungen sich bewährt und zu weiteren Fortschritten in derselben Richtung Veranlassung gegeben haben. In vielen einzelnen Theilen hingegen hat sich, Dank den vereinten Anstrengungen zahlreicher tüchtiger Arbeiter, der Kreis unserer Erkenntniss so sehr erweitert, und sind viele, damals noch dunkle Fragen so glücklich aufgeklärt, dass die grössere Hälfte dieses Buches in ganz neuer Gestalt erscheint. Die Zahl der Vorträge ist

von 26 auf 30 gestiegen, die Zahl der Holzschnitte von 330 auf 440, die Zahl der Tafeln von 15 auf 20, die Zahl der genetischen Tabellen von 44 auf 52. Die Vorwürfe, welche von meinen Gegnern mit mehr Erfolg als Wahrheitsliebe gegen einen Theil meiner Original-Abbildungen erhoben wurden, habe ich dadurch zu beseitigen gesucht, dass ich sie nach den besten mir erreichbaren Objecten neu und möglichst naturgetreu ausführte. (Vergl. das Apologetische Schlusswort, S. 857.)

Manche Sätze sind mehrfach wiederholt, und namentlich die wichtigsten Thatsachen der Keimesgeschichte mehrfach von verschiedenen Seiten beleuchtet worden. Diese Wiederholungen, sowie eine oft fühlbare Ungleichheit in der Behandlung des überreichen Materials sind an sich vielleicht zu tadeln; zu ihrer Entschuldigung dient aber wohl theilweise die ausserordentliche Sprödigkeit des Stoffes und der Wunsch, vor Allem die wesentlichen Hauptsachen und ihre verwickelten Beziehungen dem Leser recht nahe zu legen.

Ueberzeugt, dass der hier vertretenen Richtung der Anthropogenie die Zukunft angehört, schliesse ich mit dem Wunsche, dass diese zeitgemäss umgearbeitete vierte Auflage gleich ihren Vorgängerinnen dazu beitragen möge, für die bedeutungsvollste Basis der Anthropologie lebendiges Interesse in weiteren Kreisen der Gebildeten anzuregen: „Erkenne dich selbst!“ Das ist der Quell aller Weisheit! Für die wahre Selbst-Erkenntniss des Menschen ist aber die erste Vorbedingung die Kenntniss seiner Entwickelungsgeschichte.

Jena, am 18. August 1891.

Ernst Haeckel.

Prometheus.

Bedecke deinen Himmel, Zeus, mit Wolkendunst,
Und übe, dem Knaben gleich, der Disteln köpft,
An Eichen dich und Bergeshöhn;
Musst mir meine Erde doch lassen stehn,
Und meine Hütte, die du nicht gebaut,
Und meinen Heerd, um dessen Gluth
Du mich beneidest.

Ich kenne nichts Aermeres
Unter der Sonn', als euch Götter!
Ihr nähret kümmerlich
Von Opfersteuern und Gebetshauch eure Majestät,
Und darbtet, wären nicht Kinder und Bettler
Hoffnungsvolle Thoren.

Da ich ein Kind war, nicht wusste wo aus noch ein,
Kehrt' ich mein verirrtes Auge zur Sonne,
Als wenn drüber wär'
Ein Ohr, zu hören meine Klage,
Ein Herz, wie mein's, sich des Bedrängten zu erbarmen.

Wer half mir wider der Titanen Uebermuth?
Wer rettete vom Tode mich, von Sclaverei?
Hast du nicht Alles selbst vollendet, heilig glühend Herz?
Und glühtest, jung und gut, betrogen, Rettungsdank
Dem Schlafenden da droben?

Ich dich ehren? Wofür?
Hast du die Schmerzen gelindert je des Beladenen?
Hast du die Thränen gestillet je des Geängstigten?
Hat mich nicht zum Manne geschmiedet
Die allmächtige Zeit und das ewige Schicksal,
Meine Herren und deine?

Wähntest du etwa, ich sollte das Leben hassen,
In Wüsten fliehen, weil nicht alle
Blüthenträume reiften?

Hier sitz' ich, forme Menschen nach meinem Bilde,
Ein Geschlecht, das mir gleich sei,
Zu leiden, zu weinen,
Zu geniessen und zu freuen sich,
Und dein nicht zu achten,
Wie ich!

GOETHE.

Faust.

Der Erdenkreis ist mir genug bekannt;
Nach drüben ist die Aussicht uns verrannt.
Thor, wer dorthin die Augen blinzend richtet,
Sich über Wolken seines Gleichen dichtet!

Er stehe fest und sehe hier sich um;
Dem Tüchtigen ist diese Welt nicht stumm.
Was braucht er in die Ewigkeit zu schweifen?
Was er erkennt, lässt sich ergreifen!

Er wandle so den Erdentag entlang;
Wenn Geister spuken, geh' er seinen Gang;
Im Weiterschreiten find' er Qual und Glück,
Ob unbefriedigt jeden Augenblick!

Ja, diesem Sinne bin ich ganz ergeben,
Das ist der Weisheit letzter Schluss:
Nur der verdient sich Freiheit wie das Leben,
Der täglich sie erobern muss!

GOETHE.

Erster Vortrag.

Das Grundgesetz der organischen Entwickelung.

„Die Entwickelungsgeschichte der Organismen zerfällt in zwei nächst verwandte und eng verbundene Zweige: die Ontogenie oder die Entwickelungsgeschichte der organischen Individuen, und die Phylogenie oder die Entwickelungsgeschichte der organischen Stämme. Die Ontogenie ist die kurze und schnelle Recapitulation der Phylogenie, bedingt durch die physiologischen Functionen der Vererbung (Fortpflanzung) und Anpassung (Ernährung). Das organische Individuum wiederholt während des raschen und kurzen Laufes seiner individuellen Entwickelung die wichtigsten von denjenigen Formveränderungen, welche seine Voreltern während des langsamen und langen Laufes ihrer paläontologischen Entwickelung nach den Gesetzen der Vererbung und Anpassung durchlaufen haben."

Generelle Morphologie (1866).

Keimes-Geschichte und Stammes-Geschichte. Causal-Nexus der Ontogenie und Phylogenie. Monismus und Dualismus. Palingenie und Cenogenie. Ortverschiebungen und Zeitverschiebungen. Vererbung und Anpassung. Werth des biogenetischen Grundgesetzes. Entwickelung der Formen und der Functionen.

Inhalt des ersten Vortrages.

Allgemeine Bedeutung der Entwickelungsgeschichte des Menschen. Unkenntniss derselben in den sogenannten gebildeten Kreisen. Die beiden verschiedenen Theile der Entwickelungsgeschichte: Ontogenie oder Keimesgeschichte, und Phylogenie oder Stammesgeschichte. Ursächlicher Zusammenhang zwischen den beiden Entwickelungs-Reihen. Die Stammesentwickelung ist die Ursache der Keimesentwickelung. Die Ontogenie als Auszug oder Recapitulation der Phylogenie. Unvollständigkeit dieses Auszuges. Das biogenetische Grundgesetz. Vererbung und Anpassung sind die beiden formbildenden Functionen oder die mechanischen Ursachen der Entwicklung. Ausschluss zweckthätiger Ursachen. Alleinige Gültigkeit mechanischer Ursachen. Verdrängung der dualistischen oder zwiespältigen durch die monistische oder einheitliche Weltanschauung. Principielle Bedeutung der embryologischen Thatsachen für die monistische Philosophie. Palingenie oder Auszugsgeschichte und Cenogenie oder Störungsgeschichte. Entwickelungsgeschichte der Formen und der Functionen. Nothwendiger Zusammenhang der Physiogenie und Morphogenie. Die bisherige Entwickelungsgeschichte ist fast ausschliesslich eine Frucht der Morphologie, nicht der Physiologie. Die Entwickelungsgeschichte des Centralnervensystems (des Gehirns und Rückenmarks) geht Hand in Hand mit derjenigen der Geistesthätigkeit oder der Seele.

Litteratur:

Charles Darwin, 1859. *Entwickelung und Embryologie* (*XIII. Capitel des Werks: Ueber die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl*).

Fritz Müller, 1864. *Für Darwin.*

Ernst Haeckel, 1866. *Allgemeine Entwickelungsgeschichte. Zweiter Band der Generellen Morphologie.*

Derselbe, 1868. *Natürliche Schöpfungsgeschichte* (*VIII. Aufl.* 1889).

Derselbe, 1875. *Ziele und Wege der heutigen Entwickelungsgeschichte.*

Eduard Strasburger, 1874. *Ueber die Bedeutung phylogenetischer Methoden für die Erforschung lebender Wesen.* (*Jenaische Zeitschr. für Naturw., Bd. VIII.*)

Herbert Spencer, 1876. *Principien der Biologie.*

Otto Bütschli, 1881. *Ueber die Bedeutung der Entwickelungsgeschichte für die Stammesgeschichte der Thiere.*

Carl Gegenbaur, 1889. *Ontogenie und Anatomie, in ihren Wechselbeziehungen betrachtet* (*Morpholog Jahrbuch, Bd. XV*).

I.

Meine Herren!

Das Gebiet von Naturerscheinungen, in welches ich Sie durch diese Vorträge über Entwickelungsgeschichte des Menschen einzuführen wünsche, nimmt in dem weiten Reiche naturwissenschaftlicher Forschung eine ganz eigenthümliche Stellung ein. Es giebt wohl keinen Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchung, welcher den Menschen näher berührt und dessen Erkenntniss dem Menschen mehr angelegen sein sollte, als der menschliche Organismus selbst. Unter allen den verschiedenen Zweigen aber, welche die Naturgeschichte des Menschen oder die „Anthropologie" umfasst, sollte eigentlich die natürliche Entwickelungsgeschichte desselben die lebendigste Theilnahme erwecken. Denn sie giebt uns den Schlüssel zur Lösung der grössten Räthsel, an denen die menschliche Wissenschaft seit Jahrtausenden arbeitet. Das Räthsel von dem eigentlichen Wesen des Menschen, oder die sogenannte Frage von „der Stellung des Menschen in der Natur", und was damit zusammenhängt, die Fragen von der Vergangenheit, der ältesten Geschichte, der gegenwärtigen Wesenheit und der Zukunft des Menschen, alle diese höchst wichtigen Fragen hängen unmittelbar und auf das Engste mit demjenigen Zweige der Naturlehre zusammen, den wir Entwickelungsgeschichte des Menschen oder mit einem Worte „Anthropogenie"[1]) nennen. Und dennoch ist es eine zwar höchst erstaunliche, aber unbestreitbare Thatsache, dass die Entwickelungsgeschichte des Menschen gegenwärtig noch keinen Bestandtheil der allgemeinen Bildung ausmacht. In Wahrheit sind noch heute unsere sogenannten „gebildeten Kreise" mit den allerwichtigsten Verhältnissen und mit den allermerkwürdigsten Erscheinungen, welche uns die Anthropogenie darbietet, grösstentheils unbekannt.

Als Beleg für diese erstaunliche Thatsache führe ich nur an, dass die meisten sogenannten „Gebildeten" nicht einmal wissen, dass

1*

sich jedes menschliche Individuum aus einem Ei entwickelt, und dass dieses nichts Anderes ist als eine einfache Zelle, wie jedes Thier-Ei oder Pflanzen-Ei. Ebenso fremd ist wohl den Meisten die Thatsache, dass bei der Entwickelung dieser kugelförmigen Eizelle sich anfangs ein Körper bildet, der völlig vom ausgebildeten menschlichen Körper verschieden ist und keine Spur von Aehnlichkeit mit diesem besitzt. Die meisten „Gebildeten" haben niemals einen solchen menschlichen Keim oder Embryo [2]) aus früher Zeit der Entwickelung gesehen und wissen nicht, dass derselbe von anderen Thier-Embryonen gar nicht zu unterscheiden ist. Dieser Keim ist anfänglich weiter nichts als ein kugeliger Zellenhaufen, dann eine einfache Hohlkugel, deren Wand eine Zellenschicht bildet. Später erlangt derselbe zu einer gewissen Zeit im Wesentlichen den anatomischen Bau eines Lanzettthierchens, dann eines Fisches, noch später den typischen Körperbau von Amphibien und Säugethieren. Bei weiterer Entwickelung dieser letzteren erscheinen zuerst Formen, welche auf der tiefsten Stufe der Säugethierreihe stehen — Structuren, welche den Schnabelthieren, dann solche, welche den Beutelthieren nächst verwandt sind, und erst später solche Formen, welche die grösste Aehnlichkeit mit Affen besitzen, bis endlich zuletzt als Schluss-Resultat die eigentlich menschliche Form zum Vorschein kommt. Diese bedeutungsvollen Thatsachen sind, wie gesagt, in den weitesten Kreisen noch jetzt fast unbekannt: so unbekannt, dass sie bei ihrer gelegentlichen Erwähnung gewöhnlich bezweifelt oder geradezu als fabelhafte Erfindungen angesehen werden. Jedermann weiss, dass sich der Schmetterling aus der Puppe, und diese Puppe aus einer ganz davon verschiedenen Raupe, sowie die Raupe aus dem Ei des Schmetterlings entwickelt. Aber mit Ausnahme der Aerzte wissen nur Wenige, dass der Mensch während seiner individuellen Entwickelung eine Reihe von Verwandlungen durchmacht, die nicht weniger erstaunlich und merkwürdig sind, als die allbekannte Metamorphose des Schmetterlings.

Gewiss darf schon an sich die Betrachtung dieser merkwürdigen Formenreihe, welche der Mensch während seiner embryonalen Entwickelung durchläuft, Anspruch auf allgemeines Interesse erheben. Aber eine ungleich höhere Befriedigung wird unser Verstand dann gewinnen, wenn wir diese wunderbaren Thatsachen auf ihre wirklichen Ursachen beziehen, und wenn wir in ihnen Naturerscheinungen verstehen lernen, die von der allergrössten Bedeutung für das gesammte menschliche Wissensgebiet sind. Diese Bedeutung betrifft zunächst insbesondere die „natürliche Schöpfungs-

Geschichte", im Anschlusse daran aber, wie wir sogleich sehen werden, die gesammte Philosophie. Da nun in der Philosophie die allgemeinsten Ergebnisse des gesammten menschlichen Erkenntniss-Strebens gesammelt sind, so werden alle menschlichen Wissenschaften mehr oder minder von der Entwickelungsgeschichte des Menschen berührt und beeinflusst werden müssen.

Indem ich nun in diesen Vorträgen den Versuch unternehme, Sie mit den wichtigsten Grundzügen dieser bedeutungsvollen Erscheinungen bekannt zu machen, und auf deren Ursachen hinzuführen, werde ich Begriff und Aufgabe der menschlichen Entwickelungsgeschichte bedeutend weiter fassen, als es gewöhnlich geschieht. Die akademischen Vorlesungen über diesen Gegenstand, wie sie seit einem halben Jahrhundert an den deutschen Hochschulen gehalten werden, sind fast ausschliesslich für Mediciner berechnet. Allerdings hat ja auch zunächst der Arzt das grösste Interesse, die Entstehung der körperlichen Organisation des Menschen kennen zu lernen, mit welcher er täglich in seinem Berufe sich praktisch beschäftigt. Eine solche specielle Darstellung der individuellen Entwickelungs-Vorgänge, wie sie in jenen embryologischen Vorlesungen bisher üblich war, darf ich hier nicht zu geben wagen, weil die Meisten von Ihnen keine menschliche Anatomie studirt haben und mit dem Körperbau des entwickelten Menschen nicht vertraut sind. Ich muss mich deshalb darauf beschränken, viele Verhältnisse nur in allgemeinen Umrissen zu betrachten und kann nicht auf alle die merkwürdigen, aber sehr verwickelten und schwer darstellbaren Einzelheiten eingehen, welche insbesondere bei der speciellen Entwickelungsgeschichte der menschlichen Organe zur Sprache kommen und für deren volles Verständniss eine genaue Kenntniss der menschlichen Anatomie erforderlich ist. Doch werde ich mich bestreben, in diesem Theile der Wissenschaft so populär als möglich zu sein. Auch lässt sich in der That eine befriedigende allgemeine Vorstellung von dem Gange der embryonalen Entwickelung des Menschen gewinnen, ohne dass man zu sehr auf die anatomischen Einzelheiten einzugehen braucht. Wie bereits in anderen Zweigen der Naturwissenschaft neuerdings vielfach mit Erfolg versucht worden ist, das Interesse weiterer gebildeter Kreise daran zu erwecken, so wird es mir hoffentlich auch auf diesem spröden Gebiete gelingen. Allerdings stellt dasselbe in mancher Beziehung uns mehr Hindernisse entgegen, als jedes andere.

Die Entwickelungsgeschichte des Menschen, wie sie bisher in den akademischen Vorlesungen für Mediciner vorgetragen worden

ist, hat gewöhnlich nur die sogenannte Embryologie[3]) oder richtiger Ontogenie[4]), die „individuelle Entwickelungsgeschichte" des menschlichen Organismus, behandelt. Diese ist aber nur der erste Theil unserer Aufgabe, nur die erste Hälfte der Entwickelungsgeschichte des Menschen in dem weiteren Sinne, in welchem wir uns hier mit derselben beschäftigen wollen. Dieser gegenüber steht als zweite Hälfte, als zweiter, ebenso wichtiger und interessanter Theil die Entwickelungsgeschichte des menschlichen Stammes, die Phylogenie[5]): das ist die Entwickelungsgeschichte der verschiedenen Thierformen, aus denen sich im Laufe ungezählter Jahrtausende allmählich das Menschengeschlecht hervorgebildet hat. Ihnen Allen ist die gewaltige wissenschaftliche Bewegung bekannt, welche seit dem Jahre 1859 der grosse englische Naturforscher Charles Darwin durch sein berühmtes Buch über die Entstehung der Arten hervorgerufen hat. Als wichtigste unmittelbare Folge hat dieses epochemachende Werk neue Forschungen über den Ursprung des Menschengeschlechts veranlasst, welche dessen allmähliche Entwickelung aus niederen Thierformen unzweifelhaft nachgewiesen haben. Wir nennen die Wissenschaft, welche diesen Ursprung des Menschengeschlechts aus dem Thierreiche zu erkennen bemüht ist, die Phylogenie oder Stammesgeschichte des Menschen. Die wichtigste Quelle, aus welcher die letztere schöpft, ist eben die Ontogenie oder Keimesgeschichte, die individuelle Entwickelungsgeschichte. Ausserdem aber liefern auch die Thatsachen der Paläontologie oder Versteinerungskunde ihr die wichtigsten Stützpunkte, und in noch viel höherem Maasse die vergleichende Anatomie oder Morphologie.

Diese beiden Theile unserer Wissenschaft, einerseits die Ontogenie oder Keimesgeschichte, andererseits die Phylogenie oder Stammesgeschichte, stehen im allerengsten Zusammenhange, und die eine kann ohne die andere gar nicht verstanden werden. Erst durch die innige Wechselwirkung beider Zweige, durch die gegenseitige Ergänzung der „Keimes- und Stammes-Geschichte", erhebt sich die Biogenie[6]) (oder die „organische Entwickelungsgeschichte" im weitesten Sinne) zum Range einer philosophischen Naturwissenschaft. Denn der Zusammenhang zwischen beiden Zweigen ist nicht äusserer, oberflächlicher; sondern tief innerer, ursächlicher Natur. Diese wichtige Erkenntniss ist erst eine Errungenschaft der neuesten Zeit und findet ihren klarsten und präcisesten Ausdruck in dem umfassenden Gesetze, welches ich das Grundgesetz der organischen Entwickelung oder kurz das „biogenetische

Grundgesetz"[7]) genannt habe. Dieses fundamentale Gesetz, auf das wir immer wieder zurückkommen werden und von dessen Anerkennung das ganze innere Verständniss der Entwickelungsgeschichte abhängt, lässt sich kurz in dem Satze ausdrücken: Die Keimesgeschichte ist ein Auszug der Stammesgeschichte; oder mit anderen Worten: Die Ontogenie ist eine Recapitulation der Phylogenie; oder etwas ausführlicher: Die Formenreihe, welche der individuelle Organismus während seiner Entwickelung von der Eizelle an bis zu seinem ausgebildeten Zustande durchläuft, ist eine kurze, gedrängte Wiederholung der langen Formenreihe, welche die thierischen Vorfahren desselben Organismus oder die Stammformen seiner Art von den ältesten Zeiten der sogenannten organischen Schöpfung an bis auf die Gegenwart durchlaufen haben.

Die ursächliche oder causale Natur des Verhältnisses, welches die Keimesgeschichte mit der Stammesgeschichte verbindet, ist in den Erscheinungen der Vererbung und der Anpassung begründet. Wenn wir diese richtig verstanden und ihre fundamentale Bedeutung für die Formbildung der Organismen erkannt haben, dann können wir noch einen Schritt weiter gehen und können sagen: Die Phylogenese ist die mechanische Ursache der Ontogenese. Die Stammesentwickelung bewirkt nach den physiologischen Gesetzen der Vererbung und Anpassung alle die Vorgänge, welche in der Keimesentwickelung summirt und condensirt zu Tage treten.

Die Kette von verschiedenartigen Thiergestalten, welche nach der Descendenztheorie die Ahnenreihe oder Vorfahrenkette jedes höheren Organismus, und also auch des Menschen, zusammensetzen, stellt immer ein zusammenhängendes Ganzes dar. Wir können diese ununterbrochene Gestaltenfolge mit der Buchstabenreihe des Alphabets bezeichnen: A, B, C, D, E u. s. w. bis Z. In scheinbarem Widerspruche hierzu führt uns die individuelle Entwickelungsgeschichte oder die Ontogenie der meisten Organismen nur einen Bruchtheil dieser Formenreihe vor Augen, so dass die lückenhafte embryonale Gestaltenkette etwa lauten würde: A, B, D, F, H, K, M u. s. w. oder in anderen Fällen: B, D, H, L, M, N u. s. w. Es sind also hier gewöhnlich viele einzelne Entwickelungsformen aus der ursprünglich ununterbrochenen Formenkette ausgefallen. Auch sind häufig, um bei diesem Bilde des wiederholten Alphabets zu bleiben, einzelne oder viele Buchstaben der Stammformen an der entsprechenden Stelle der Keimformen durch gleichlautende Buchstaben eines anderen Alphabets ersetzt. So finden wir z. B. oft an

Stelle des lateinischen B und D ein griechisches *Β* und *Δ*. Hier ist also die Schrift des biogenetischen Grundgesetzes verändert oder „gefälscht“, während sie im ersteren Falle abgekürzt war. Um so wichtiger ist es, dass trotzdem die Reihenfolge der Formen dieselbe bleibt, und dass wir im Stande sind, den ursprünglichen Zusammenhang derselben zu erkennen.

In der That existirt immer ein gewisser Parallelismus der beiden Entwickelungsreihen. Aber dieser wird dadurch verwischt, dass meistens in der ontogenetischen Entwickelungsfolge Vieles fehlt und verloren gegangen ist, was in der phylogenetischen Entwickelungskette früher existirt und wirklich gelebt hat. Wenn der Parallelismus beider Reihen vollständig wäre, und wenn dieses grosse Grundgesetz von dem Causalnexus der Ontogenie und Phylogenie im eigentlichen Sinne des Wortes volle und unbedingte Geltung hätte, so würden wir bloss mit Hülfe des Mikroskopes und des anatomischen Messers die Formenreihe festzustellen haben, welche das befruchtete Ei des Menschen bis zu seiner vollkommenen Ausbildung durchläuft; wir würden dadurch sofort uns ein vollständiges Bild von der merkwürdigen Formenreihe verschaffen, welche die thierischen Vorfahren des Menschengeschlechts von Anbeginn der organischen Schöpfung an bis zum ersten Auftreten des Menschen durchlaufen haben. Jene Wiederholung der Keimesgeschichte durch die Stammesgeschichte ist aber nur in seltenen Fällen ganz vollständig und entspricht nur selten der ganzen Buchstabenreihe des Alphabets. In den allermeisten Fällen ist vielmehr dieser Auszug sehr unvollständig, vielfach durch Ursachen, die wir später kennen lernen werden, verändert, gestört oder gefälscht. Wir sind daher meistens nicht im Stande, alle verschiedenen Formzustände, welche die Vorfahren jedes Organismus durchlaufen haben, unmittelbar durch die Ontogenie im Einzelnen festzustellen; vielmehr stossen wir gewöhnlich — und so auch in der Phylogenie des Menschen — auf mannichfache Lücken. Zwar können wir diese Lücken mit Hülfe der vergleichenden Anatomie zum grössten Theil in befriedigender Weise überbrücken, aber doch nicht unmittelbar vor dem wissbegierigen Auge durch ontogenetische Beobachtung ausfüllen. Um so wichtiger ist es, dass wir eine ganze Anzahl von niederen Thierformen kennen, welche noch jetzt in der individuellen Entwickelungsgeschichte des Menschen vertreten sind. Hier dürfen wir mit der grössten Sicherheit aus der Beschaffenheit der vorübergehenden individuellen Form auf die einstmalige Beschaffenheit der thierischen Ahnenform schliessen.

Um nur einige Beispiele anzuführen, so können wir aus der Thatsache, dass das menschliche Ei eine einfache Zelle ist, unmittelbar auf eine uralte einzellige Vorfahrenform des Menschengeschlechts (einer *Amoeba* gleich) schliessen. Ebenso lässt sich aus der Thatsache, dass der menschliche Embryo anfänglich bloss aus zwei einfachen Keimblättern besteht (Gastrula), unmittelbar ein sicherer Schluss auf die uralte Ahnenform der zweiblätterigen *Gastraea* ziehen. Eine spätere Embryonalform des Menschen (Chordula) deutet ebenso bestimmt auf eine uralte wurmähnliche Ahnenform hin, die in den heutigen Seescheiden oder Ascidien ihre nächsten Verwandten besitzt (*Prochordonia*). Dann folgt ein höchst bedeutungsvoller Keimzustand (Acrania), in welchem unser schädelloser Keim im Wesentlichen den Körperbau des *Amphioxus* besitzt. Welche niederen Thierformen aber zwischen der Gastraea und der Chordula, zwischen dieser und dem Amphioxus die Vorfahrenreihe des Menschen zusammensetzten, das lässt sich nur unmittelbar und annähernd mit Hülfe der vergleichenden Anatomie und Ontogenie errathen. Hier sind im Verlaufe der historischen Entwickelung (durch abgekürzte Vererbung) allmählich verschiedene ontogenetische Zwischenformen ausgefallen, welche phylogenetisch (in der Vorfahrenkette) existirt haben müssen. Aber trotz dieser zahlreichen und bisweilen sehr fühlbaren Lücken existirt doch im Ganzen durchaus kein Widerspruch zwischen beiden Entwickelungsreihen. Vielmehr wird es eine Hauptaufgabe dieser Vorträge sein, die innere Harmonie und den ursprünglichen Parallelismus beider Reihen nachzuweisen. Ich hoffe Sie durch Anführung zahlreicher Thatsachen zu überzeugen, wie wir aus der factisch bestehenden, jeden Augenblick zu demonstrirenden embryonalen Formenreihe die wichtigsten Schlüsse auf den Stammbaum des Menschen ziehen können. Wir werden dadurch in den Stand gesetzt, uns ein allgemeines Bild von der Formenreihe der Thiere zu entwerfen, welche als directe Vorfahren des Menschen in dem langen Laufe der organischen Erdgeschichte auf einander folgten.

Natürlich wird es bei dieser phylogenetischen Deutung der ontogenetischen Erscheinungen vor Allem darauf ankommen, scharf und klar zwischen den ursprünglichen palingenetischen und den späteren cenogenetischen Vorgängen der Entwickelung zu unterscheiden. Palingenetische Processe[8]) oder keimesgeschichtliche Wiederholungen nennen wir alle jene Erscheinungen in der individuellen Entwickelungsgeschichte, welche durch die conservative Vererbung getreu von Generation zu

Generation übertragen worden sind und welche demnach einen unmittelbaren Rückschluss auf entsprechende Vorgänge in der Stammesgeschichte der entwickelten Vorfahren gestatten. Cenogenetische Processe[9]) hingegen oder keimesgeschichtliche Störungen nennen wir alle jene Vorgänge in der Keimesgeschichte, welche nicht auf solche Vererbung von uralten Stammformen zurückführbar, vielmehr erst später durch Anpassung der Keime oder der Jugendformen an bestimmte Bedingungen der Keimesentwickelung hinzugekommen sind. Diese cenogenetischen Erscheinungen sind fremde Zuthaten, welche durchaus keinen unmittelbaren Schluss auf entsprechende Vorgänge in der Stammesgeschichte der Ahnenreihe erlauben, vielmehr die Erkenntniss der letzteren geradezu fälschen und verdecken.

Für die wissenschaftliche Phylogenie, welche aus dem vorhandenen empirischen Materiale der Ontogenie, der vergleichenden Anatomie und der Paläontologie auf die längst entschwundenen historischen Processe der Stammesgeschichte Schlüsse ziehen will, muss natürlich jene kritische Unterscheidung der primären palingenetischen und der secundären cenogenetischen Processe von der grössten Bedeutung sein. Sie ist für den Entwickelungsforscher von derselben Bedeutung, wie für den Philologen die kritische Unterscheidung der echten und unechten Stellen in den Werken eines alten Schriftstellers; die Sonderung des ursprünglichen Textes und der späteren Zusätze und Fälschungen. Zwar ist jene Unterscheidung der „Palingenesis oder Auszugs-Entwickelung“ und der „Cenogenesis oder Störungs-Entwickelung“ bisher von vielen Naturforschern nicht entfernt gewürdigt worden. Ich halte sie aber für die erste Bedingung jedes wahren Verständnisses der Entwickelungsgeschichte, und ich glaube, dass man demgemäss in der Keimesgeschichte geradezu zwei verschiedene Haupttheile unterscheiden muss: die Palingenie oder Auszugsgeschichte und die Cenogenie oder Störungsgeschichte.

Um sofort an einigen Beispielen aus der Anthropogenie diese höchst wichtige Unterscheidung zu erläutern, so müssen wir beim Menschen, wie bei allen anderen höheren Wirbelthieren, folgende Vorgänge in der Keimesgeschichte als palingenetische Processe auffassen: die Bildung der beiden primären Keimblätter und des Urdarms, die ungegliederte Anlage des dorsalen Nervenrohrs, das Auftreten eines einfachen Axenstabes (Chorda) zwischen Markrohr und Darmrohr, die vorübergehende Bildung der Kiemenbogen und Kiemenspalten, der Urnieren u. s. w. Alle diese und viele

andere wichtige Erscheinungen sind offenbar von den uralten Vorfahren der Säugethiere getreu durch beständige Vererbung übertragen und demnach unmittelbar auf entsprechende paläontologische Entwickelungs-Vorgänge in deren Stammesgeschichte zu beziehen. Hingegen ist das durchaus nicht der Fall bei folgenden Keimungs-Vorgängen, die wir als cenogenetische Processe zu beurtheilen haben: die Bildung des Dottersackes, der Allantois und Placenta, des Amnion, Serolemma und Chorion, überhaupt der verschiedenen Eihüllen und der entsprechenden Blutgefäss-Verästelungen; ferner die paarige Anlage des Herzschlauches, die vorübergehende Trennung von Urwirbelplatten und Seitenplatten, der secundäre Verschluss der Bauchwand und Darmwand, die Bildung des Nabels u. s. w. Alle diese und viele andere Erscheinungen sind offenbar nicht auf entsprechende Verhältnisse einer früheren selbständigen und völlig entwickelten Stammform zu beziehen, vielmehr lediglich durch Anpassung an die eigenthümlichen Bedingungen des Keimlebens oder Embryolebens (innerhalb der Eihüllen) entstanden. Mit Rücksicht hierauf werden wir jetzt unserem biogenetischen Grundgesetze folgende schärfere Fassung geben müssen: „Die Keimesentwickelung (*Ontogenesis*) ist eine gedrängte und abgekürzte Wiederholung der Stammesentwickelung (*Phylogenesis*); und zwar ist diese Wiederholung um so vollständiger, je mehr durch beständige Vererbung die ursprüngliche Auszugsentwickelung (*Palingenesis*) beibehalten wird; hingegen ist die Wiederholung um so unvollständiger, je mehr durch wechselnde Anpassung die spätere Störungsentwickelung (*Cenogenesis*) eingeführt wird“ [10]).

Die cenogenetischen Störungen oder Fälschungen des ursprünglichen palingenetischen Entwickelungsganges beruhen zum grossen Theile auf einer allmählich eingetretenen Verschiebung der Erscheinungen, welche durch die Anpassung an die veränderten embryonalen Existenz-Bedingungen im Laufe vieler Jahrtausende langsam bewirkt worden ist. Diese Verschiebung kann sowohl den Ort, als die Zeit der Erscheinung betreffen. Jene erstere nennen wir Heterotopie, diese letztere Heterochronie.

Die „Ortsverschiebungen“ oder Heterotopien betreffen zunächst die Zellen oder die Elementartheile, aus denen sich die Organe zusammensetzen; weiterhin aber auch die Organe selbst. So nehmen z. B. die Gonaden oder Geschlechtsdrüsen beim Embryo des Menschen und der meisten höheren Thiere aus dem mittleren Keimblatte ihre erste Entstehung. Hingegen belehrt uns die ver-

gleichende Ontogenie der niederen Thiere, dass dieselben ursprünglich nicht hier, sondern in einem der primären Keimblätter entstanden sind. Allmählich haben aber die Keimzellen ihre ursprüngliche Lage so geändert und sind so frühzeitig aus ihrer Ursprungsstätte in das mittlere Keimblatt hinüber gewandert, dass sie gegenwärtig hier wirklich zu entstehen scheinen. Eine ähnliche Heterotopie erleiden die Urnierengänge der höheren Wirbelthiere, welche ursprünglich in der äusseren Haut gelegen haben. Auch bei der Entstehung des Mesoderms selbst spielen die Ortsverschiebungen, welche mit Wanderungen der Embryonal-Zellen aus einem Keimblatt in das andere verbunden sind, eine sehr wichtige Rolle.

Nicht minder bedeutungsvoll sind die cenogenetischen „Zeitverschiebungen" oder Heterochronien. Sie äussern sich darin, dass die Reihenfolge, in der die Organe nach einander auftreten, in der Keimesgeschichte anders ist, als man nach der Stammesgeschichte erwarten sollte. Wie bei der Heterotopie die Raumfolge, so wird bei der Heterochronie die Zeitfolge gefälscht. Diese Fälschung kann sowohl eine Beschleunigung als eine Verzögerung in der Erscheinung der Organe bewirken. Als eine Beschleunigung oder Verfrühung, als eine „ontogenetische Acceleration" müssen wir z. B. in der Keimesgeschichte des Menschen ansehen: das frühzeitige Auftreten des Herzens, der Kiemenspalten, des Gehirns, der Augen u. s. w. Offenbar erscheinen diese Organe im Verhältniss zu anderen viel früher, als es ursprünglich in der Stammesgeschichte der Fall war. Das Umgekehrte gilt von der verspäteten Ausbildung des Darmcanals, der Leibeshöhle, der Geschlechtsorgane. Hier liegt offenbar eine Verzögerung oder Verspätung, eine „ontogenetische Retardation" vor.

Nur wenn man diese cenogenetischen Vorgänge im Verhältniss zu den palingenetischen kritisch würdigt, und wenn man beständig auf die Abänderungen Rücksicht nimmt, welche die Auszugs-Entwickelung durch die Störungs-Entwickelung erleiden kann, wird man die fundumentale Bedeutung des biogenetischen Grundgesetzes erkennen und dasselbe als wichtigstes Erklärungs-Princip der Entwickelungsgeschichte verwerthen können. Bei einer solchen kritischen Verwerthung bewährt sich dasselbe aber auch stets als der „rothe Faden", an dem wir alle einzelnen Erscheinungen dieses wunderbaren Gebietes aufreihen können: als der „Ariadnefaden", mit dessen Hülfe allein wir im Stande sind, den Weg des Verständnisses durch dieses verwickelte Formenlabyrinth zu finden. Mit vollem Rechte konnten daher kürzlich die beiden Sarasin in

ihrer Entwickelungsgeschichte der *Ichthyophis* sagen, dass „die Bedeutung des biogenetischen Grundgesetzes zur Erkenntniss längst abgelaufener Vorgänge für den Zoologen ebenso hoch anzuschlagen ist, wie für den Astronomen die Spektral-Analyse“.

Schon in früherer Zeit, als man mit der Entwickelungsgeschichte des menschlichen und des thierischen Individuums zuerst genauer bekannt wurde — und dies ist kaum sechzig Jahre her! — wurde man im höchsten Grade durch die wunderbare Aehnlichkeit überrascht, welche zwischen den ontogenetischen Formen oder den individuellen Entwickelungsstufen sehr verschiedener Thiere besteht; man wies schon damals auf die merkwürdige Aehnlichkeit hin, welche zwischen ihnen und gewissen entwickelten Thierformen verwandter niederer Gruppen existirt. Bereits die älteren Naturphilosophen (Oken, Treviranus u. A.) erkannten ganz richtig, dass solche niedere Thierformen gewissermaassen im Systeme des Thierreiches eine vorübergehende individuelle Entwickelungsform höherer Gruppen bleibend darstellen oder fixiren. Der berühmte Anatom Meckel sprach schon 1821 von einer „Gleichung zwischen der Entwickelung des Embryo und der Thierreihe“. Baer erläuterte schon 1828 kritisch die Frage, wie weit innerhalb des Wirbelthier-Typus die Keimformen der höheren Thiere die bleibenden Formen der niederen durchlaufen. Aber man war damals nicht im Stande, diese überraschende Aehnlichkeit zu verstehen und richtig zu deuten. Gerade die Eröffnung dieses Verständnisses verdanken wir der Descendenz-Theorie; denn sie stellt zum ersten Male die Erscheinungen der Vererbung einerseits, der Anpassung anderseits in das gehörige Licht; sie erklärt uns die fundamentale Bedeutung ihrer beständigen Wechselwirkung für die Entstehung der organischen Formen. Erst Darwin zeigte uns, welche wichtige Rolle hierbei der unaufhörliche, zwischen allen Organismen stattfindende „Kampf ums Dasein“ spielt, und wie unter seinem Einflusse (durch „natürliche Züchtung“) neue Arten von Organismen lediglich durch die Wechselwirkung von Vererbung und Anpassung entstanden sind und noch fortwährend entstehen. Erst durch den Darwinismus wurde uns der Weg des wahren Verständnisses für jene unendlich wichtigen Beziehungen zwischen den beiden Theilen der organischen Entwickelungsgeschichte eröffnet, zwischen der Ontogenie und der Phylogenie.

Die Erscheinungen der Vererbung und der Anpassung sind in Wahrheit die beiden formbildenden physiologischen Functionen der Organismen; wenn wir diese nicht gehörig berück-

sichtigen, so ist jedes tiefere Verständniss der Entwickelungsgeschichte vollkommen unmöglich. Daher hatten wir bis auf Darwin überhaupt keine klare Vorstellung von dem eigentlichen Wesen und von den Ursachen der Keimesentwickelung. Man konnte sich die sonderbare Formenreihe durchaus nicht erklären, welche der Mensch während seiner embryonalen Entwickelung durchläuft; man begriff nicht, warum diese seltsame Reihe von verschiedenen thierähnlichen Formen in der Ontogenese erscheint. Früher nahm man sogar allgemein an, dass der Mensch im Ei bereits mit allen seinen Theilen vorgebildet existire, und dass die Entwickelung desselben nur eine Auswickelung der Gestalt, ein einfaches Wachsthum sei. Dies ist jedoch keineswegs der Fall. Vielmehr führt der ganze individuelle Entwickelungsprocess eine zusammenhängende Reihe von verschiedenartigen Thierformen an unseren Augen vorüber; und diese mannigfaltigen Thierformen zeigen sehr verschiedene äussere und innere Bildungs-Verhältnisse. Warum nun jedes menschliche Individuum diese Formenreihe während seiner embryonalen Entwickelung durchlaufen muss, das ist uns erst durch Lamarck's und Darwin's Abstammungslehre oder Descendenztheorie verständlich geworden. Durch diese Theorie haben wir erst die bewirkenden Ursachen, die wahren *causae efficientes* der individuellen Entwickelung kennen gelernt; durch diese Theorie sind wir erst zu der Einsicht gelangt, dass solche mechanische Ursachen allein genügen, um die individuelle Entwickelung des Organismus zu bewirken, und dass es dazu nicht noch der früher allgemein angenommenen planmässigen oder zweckthätigen Ursachen (*causae finales*) bedarf. Allerdings spielen diese Zweckursachen auch heute noch in der herrschenden Schulphilosophie eine grosse Rolle; aber in unserer neuen Naturphilosophie sind wir im Stande, dieselben durch jene Werkursachen völlig auszuschliessen.

Indem ich dieses Verhältniss schon jetzt berühre, glaube ich auf einen der wichtigsten Fortschritte hinzuweisen, der überhaupt im Gebiete der menschlichen Erkenntniss während des letzten Menschenalters stattgefunden hat. Die Geschichte der Philosophie zeigt uns, dass fast allgemein in der gegenwärtigen Weltanschauung, wie in derjenigen des Alterthums, die zweckthätigen Ursachen als die eigentlichen Grundursachen der Erscheinungen in der organischen Natur, und namentlich im Menschenleben, angesehen werden. Die herrschende „Zweckmässigkeitslehre“ oder Teleologie, besonders auf die Autorität von Kant gestützt, nimmt an, dass die Erscheinungen des organischen Lebens und namentlich diejenigen der Ent-

wickelung nur durch zweckmässige Ursachen erklärbar, hingegen einer mechanischen, d. h. einer rein naturwissenschaftlichen Erklärung durchaus nicht zugänglich seien. Nun sind aber gerade die schwierigsten Räthsel, welche uns in dieser Beziehung bisher vorgelegen haben und welche nur durch die Teleologie lösbar schienen, durch die Descendenztheorie in mechanischem Sinne gelöst worden. Die durch letztere bewirkte Umgestaltung der Entwickelungsgeschichte des Menschen hat hier die grössten Hindernisse thatsächlich beseitigt. Wir werden im Verlaufe unserer Untersuchungen klar erkennen, wie die wunderbarsten, bisher für unzugänglich gehaltenen Räthsel in der Organisation des Menschen und der Thiere durch DARWIN's Reform der Entwickelungslehre einer natürlichen Auflösung, einer mechanischen Erklärung durch zwecklos thätige Ursachen zugänglich geworden sind. Ueberall werden wir dadurch in den Stand gesetzt, unbewusste, nothwendig wirkende Ursachen an die Stelle der bewussten, zweckthätigen Ursachen zu setzen [11]).

Wenn unsere neue Entwickelungslehre weiter Nichts als Dies geleistet hätte, so würde jeder tiefer denkende Mensch zugeben müssen, dass dadurch allein schon ein ungeheurer Fortschritt in der Erkenntniss gewonnen sei. Denn in Folge dessen muss in der gesammten Philosophie jene Richtung endgültig zur Herrschaft gelangen, welche wir die einheitliche oder monistische nennen, im Gegensatze zu der dualistischen oder zwiespältigen, welche bisher in der speculativen Philosophie herrschend war [12]). Hier ist der Hebelpunkt, wo unmittelbar die Entwickelungsgeschichte des Menschen tief in die Fundamente der Philosophie eingreift. Allein schon aus diesem Grunde ist es höchst wünschenswerth, ja eigentlich unerlässlich, dass jeder denkende, nach philosophischer Erkenntniss strebende Mensch, und vor Allem der Philosoph von Fach, sich mit den wichtigsten Thatsachen unseres Forschungsgebietes bekannt macht.

Die Bedeutung der ontogenetischen Thatsachen ist in dieser Beziehung so gross und springt so sehr in die Augen, dass noch in neuester Zeit die dualistische und teleologische Philosophie diese ihr höchst unbequemen Thatsachen einfach durch Leugnen zu beseitigen gesucht hat. So ging es z. B. mit der Thatsache, dass sich der Mensch aus einem Ei entwickelt, und dass dieses Ei eine einfache Zelle ist, wie die Eizelle aller andern Thiere. Nachdem ich in meiner „Natürlichen Schöpfungsgeschichte" diese fundamentale Thatsache erörtert und auf ihre unermessliche Bedeutung hinge-

wiesen hatte, wurde dieselbe in mehreren theologischen Zeitschriften als eine böswillige Erfindung von mir ausgegeben. Ebenso leugnete man die bedeutungsvolle Thatsache, dass die Embryonen von Mensch und Hund in einem gewissen Stadium ihrer Entwickelung sich kaum von einander unterscheiden lassen. Wenn wir nämlich den menschlichen Embryo in der dritten oder vierten Woche seiner Entwickelung untersuchen, so finden wir seine Gestalt und Zusammensetzung gänzlich verschieden von der des vollkommen entwickelten Menschen, hingegen fast übereinstimmend mit derjenigen, welche der Affe, der Hund, das Kaninchen und andere Säugethiere in demselben Stadium der Ontogenese darbieten. Wir finden einen bohnenförmigen, sehr einfach gebildeten Körper, der hinten mit einem Schwanz, an den Seiten mit zwei Paar Ruderflossen versehen ist, die den Flossen der Fische, aber keineswegs den Gliedmaassen des Menschen und der Säugethiere ähnlich sind. Fast die ganze vordere Körperhälfte bildet ein unförmlicher Kopf ohne Gesicht, an dessen Seite sich Kiemenspalten und Kiemenbogen wie bei den Fischen befinden (vgl. Tafel VII am Ende des XIV. Vortrages). Auf diesem Stadium seiner Entwickelung unterscheidet sich der menschliche Embryo in keiner wesentlichen Beziehung von dem gleichalterigen Embryo eines Affen, Hundes, Pferdes, Rindes u. s. w. Auch diese bedeutungsvolle Thatsache ist in jedem Augenblick durch Vergleichung der betreffenden Embryonen des Menschen, des Hundes, des Kaninchens u. s. w. leicht und unmittelbar zu beweisen. Trotzdem haben die Theologen und die teleologischen Philosophen sie für eine Erfindung des Materialismus ausgegeben; sogar Naturforscher, denen die Thatsache wohl bekannt sein musste, haben dieselbe zu leugnen versucht.

Es kann wohl kein glänzenderer Beweis für die unermessliche principielle Bedeutung dieser embryologischen Thatsachen zu Gunsten der monistischen Philosophie geliefert werden, als diese Versuche ihrer dualistischen Gegner, sie einfach durch Leugnen oder Todtschweigen aus der Welt zu schaffen. Freilich sind sie für die letzteren im höchsten Grade unbequem und mit ihrer teleologischen Weltanschauung ganz unverträglich. Um so mehr werden wir unserseits bemüht sein, sie in das gehörige Licht zu stellen. Wir theilen vollständig die Ansicht des berühmten englischen Naturforschers Huxley, welcher in seinen trefflichen „Zeugnissen für die Stellung des Menschen in der Natur“ bemerkt: „Obgleich diese Thatsachen von vielen anerkannten Lehrern des Volkes ignorirt werden, so sind sie doch leicht nachzuweisen und mit Uebereinstimmung von allen Männern der Wissenschaft ange-

nommen; während anderseits ihre Bedeutung so gross ist, dass Diejenigen, welche sie gehörig erwogen haben, meiner Meinung nach wenig andere biologische Offenbarungen finden werden, die sie überraschen können."

Als unsere Hauptaufgabe werden wir hier zunächst nur die Entwickelungsgeschichte der Körperform des Menschen und seiner Organe, die äusseren und inneren Gestaltungsverhältnisse verfolgen. Doch will ich schon hier darauf aufmerksam machen, dass damit Hand in Hand die Entwickelungsgeschichte der Leistungen oder Functionen geht. Ueberall in der Anthropologie, wie in der Zoologie (von der die erstere ja nur ein Theil ist), überall in der Biologie sind diese beiden Zweige der Forschung unzertrennlich verbunden. Ueberall ist die eigenthümliche Form des Organismus und seiner Organe, innere wie äussere, unmittelbar verknüpft mit der eigenthümlichen Lebenserscheinung oder der physiologischen Function, welche von diesem Organismus und seinen Organen ausgeübt wird. Diese innige Beziehung zwischen Form und Function, zwischen Werkzeug und Arbeit, zeigt sich auch in der Entwickelung des Organismus und aller seiner Theile. Die Entwickelungsgeschichte der Formen, welche uns zunächst beschäftigt, sollte daher zugleich Entwickelungsgeschichte der Functionen sein, und zwar gilt das vom menschlichen Organismus gerade so gut, wie von jedem anderen Organismus.

Allerdings muss ich hier gleich hinzufügen, dass unsere Kenntnisse von der Entwickelung der Functionen noch nicht entfernt so weit gediehen sind, als diejenigen von der Entwickelung der Formen. Ja, bisher ist eigentlich die gesammte Entwickelungsgeschichte oder Biogenie, und zwar sowohl die Ontogenie als die Phylogenie, fast ausschliesslich Entwickelungsgeschichte der Formen gewesen; die Biogenie der Functionen existirt kaum dem Namen nach. Das ist lediglich die Schuld der Physiologie, die sich bisher nur sehr wenig um die Entwickelungsgeschichte gekümmert und deren Pflege grösstentheils der Morphologie überlassen hat. Erst in neuerer Zeit haben W. Engelmann, W. Preyer und einige andere Physiologen begonnen, auch der Ontogenie der Functionen näher zu treten.

Schon seit langer Zeit sind die beiden Hauptzweige biologischer Forschung, Morphologie und Physiologie, auseinander gegangen und haben verschiedene Wege eingeschlagen. Das ist ganz naturgemäss. Denn sowohl die Ziele als die Methoden beider Zweige sind verschieden. Die Morphologie oder Formenlehre strebt nach dem wissenschaftlichen Verständniss der organischen Gestalten, der

inneren und äusseren Formverhältnisse. Die Physiologie oder Functionslehre hingegen sucht die Erkenntniss der organischen Functionen, der Thätigkeiten oder Lebenserscheinungen [13]). Nun hat sich aber, besonders in den letzten dreissig Jahren, die Physiologie viel einseitiger entwickelt als die Morphologie. Nicht allein hat sie die vergleichende Methode, durch welche die letztere die grössten Resultate erzielte, sehr wenig angewendet, sondern auch die Entwickelungsgeschichte sehr vernachlässigt. So ist es denn gekommen, dass in den letzten Decennien die Morphologie weitaus die Physiologie überflügelt hat, obgleich die letztere es liebt, sehr vornehm auf die erstere herabzusehen. Die Morphologie hat auf dem Wege der vergleichenden Anatomie und Ontogenie die grössten Resultate erzielt, und fast Alles, was ich Ihnen über die Entwickelungsgeschichte des Menschen in diesen Vorträgen zu sagen habe, ist durch die Anstrengungen der Morphologen, nicht der Physiologen, gewonnen worden. Ja, die einseitige Richtung der heutigen Physiologie geht sogar so weit, dass sie die Erkenntniss der wichtigsten Entwickelungs-Functionen, der Vererbung und Anpassung, bisher vernachlässigt und selbst diese rein physiologische Aufgabe den Morphologen überlassen hat. Fast Alles, was wir bis jetzt von der Vererbung und von der Anpassung wissen, verdanken wir den Morphologen, nicht den Physiologen. Letztere bearbeiten noch ebenso wenig die Functionen der Entwickelung, als die Entwickelung der Functionen.

Es wird daher erst die Aufgabe einer zukünftigen Physiogenie sein, die Entwickelungsgeschichte der Functionen mit gleichem Eifer und Erfolge in Angriff zu nehmen, wie dies für die Entwickelungsgeschichte der Formen von der Morphogenie längst geschehen ist [14]). Wie innig beide zusammenhängen, will ich Ihnen nur an ein paar Beispielen erläutern. Das Herz des menschlichen Embryo zeigt ursprünglich eine sehr einfache Beschaffenheit, wie sie sich nur bei Ascidien und anderen niederen Thieren permanent vorfindet; damit ist zugleich eine höchst einfache Art des Blutkreislaufes verbunden. Wenn wir nun anderseits sehen, dass mit der fertigen Herzform des Menschen eine von der ersteren gänzlich verschiedene und viel verwickeltere Function des Blutkreislaufes zusammenhängt, so wird sich bei Untersuchung der Entwickelung des Herzens ganz von selbst unsere ursprünglich morphologische Aufgabe zugleich zu einer physiologischen erweitern. Dabei wird sich deutlich herausstellen, dass die Ontogenie des Herzens nur durch seine Phylogenie verständlich wird, ebenso in Beziehung auf

die Function als auf die Form. Dasselbe gilt von allen anderen Organen und ihren Leistungen. So liefert uns z. B. die Entwickelungsgeschichte des Darmkanals, der Lunge, der Geschlechtsorgane durch die genaue vergleichende Erforschung der Formenentwickelung zugleich die wichtigsten Aufschlüsse über die Entwickelung der entsprechenden Functionen dieser Organe.

In der klarsten Weise tritt uns dieses bedeutungsvolle Verhältniss bei der Entwickelungsgeschichte des Nervensystems entgegen. Dieses Organsystem vermittelt in der Oekonomie des menschlichen Körpers die Arbeitsleistung der Empfindung, die Thätigkeit des Willens, und endlich die höchsten psychischen Functionen, diejenigen des Denkens; kurz alle die verschiedenen Leistungen, welche den besondern Gegenstand der Psychologie oder Seelenlehre bilden. Die neuere Anatomie und Physiologie hat uns überzeugt, dass diese Seelen-Functionen oder Geistesthätigkeiten unmittelbar von der feineren Structur und Zusammensetzung des Centralnervensystems, von den inneren Bauverhältnissen des Gehirns und des Rückenmarkes abhängig sind. Hier befindet sich die höchst verwickelte Zellenmaschinerie, deren physiologische Function das menschliche Seelenleben ist. Sie ist so verwickelt, dass diese Leistung selbst den meisten Menschen als übernatürlich, als nicht mechanisch erklärbar erscheint.

Nun liefert uns aber die individuelle Entwickelungsgeschichte über die allmähliche Entstehung und stufenweise Ausbildung dieses wichtigsten Organsystems die überraschendsten und bedeutungsvollsten Aufschlüsse. Denn die erste Anlage des Centralnervensystems beim menschlichen Embryo erfolgt in derselben einfachsten Form, wie bei allen anderen Wirbelthieren. In der äusseren Rückenhaut bildet sich ein Markrohr, und aus diesem zunächst ein ganz einfaches Rückenmark ohne Gehirn, wie es bei dem niedersten Wirbelthiere, beim Amphioxus, zeitlebens das Seelenorgan darstellt. Erst später bildet sich aus dem vordersten Ende dieses Rückenmarks ein Gehirn hervor, und zwar ein Gehirn von einfachster Form, wie es bei niederen Fischen beständig ist. Schritt für Schritt entwickelt sich dieses einfache Gehirn dann weiter, durch Formen hindurch, welche denjenigen der Amphibien, der Reptilien, der Schnabelthiere, der Beutelthiere und der Halbaffen entsprechen. Erst zuletzt erhebt sich das Gehirn zu derjenigen höchst organisirten Form, welche die Affen vor den übrigen Wirbelthieren auszeichnet, und welche schliesslich in der menschlichen Gehirnbildung ihre höchste Blüthe erreicht.

Ganz entsprechende Vorgänge stufenweiser Ausbildung lehrt die vergleichende Physiologie. Schritt für Schritt vervollkommnet sich mit jener fortschreitenden Entwickelung der Gehirn-Form die eigenthümliche Function desselben, die Seelenthätigkeit, und wir werden daher durch die Entwickelungsgeschichte des Centralnervensystems zum ersten Male in die Lage versetzt, auch die natürliche Entstehung des menschlichen Seelenlebens, die allmähliche historische Ausbildung der menschlichen Geistesthätigkeit zu begreifen. Nur mit Hülfe der Ontogenie vermögen wir zu erkennen, wie diese höchsten und glänzendsten Functionen des thierischen Organismus historisch sich entwickelt haben. Mit einem Worte: die Entwickelungsgeschichte des Rückenmarks und Gehirns im menschlichen Embryo leitet uns unmittelbar zu der Erkenntniss der Phylogenie des menschlichen Geistes, jener allerhöchsten Lebensthätigkeit, die wir heute beim entwickelten Menschen als etwas so Wunderbares und Uebernatürliches zu betrachten gewohnt sind. Gewiss gehört gerade dieses Resultat der entwickelungsgeschichtlichen Forschung zu den grössten und bedeutendsten. Glücklicherweise ist unsere ontogenetische Erkenntniss des menschlichen Centralnervensystems so befriedigend und steht in solcher erfreulichen Uebereinstimmung mit den ergänzenden Resultaten der vergleichenden Anatomie und Physiologie, dass wir dadurch eine klare Einsicht in eines der höchsten philosophischen Probleme, in die Phylogenie der Psyche oder die Stammesgeschichte der menschlichen Geistesthätigkeit erlangen. Die werthvollste Unterstützung erhalten wir dabei durch deren Keimesgeschichte, durch die Ontogenie der Psyche. Diesen wichtigen Theil der Psychologie hat neuerdings W. Preyer begründet, in seinen interessanten Werken über „Die Seele des Kindes“ und „Specielle Physiologie des Embryo“ [18]). Wir sind dadurch auf denjenigen Weg geführt, auf welchem allein wir dieses höchste Problem zu lösen im Stande sein werden.

Zweiter Vortrag.

Die ältere Keimesgeschichte.

„Wer die Generation erklären will, der wird den organischen Körper und dessen Theile, woraus er besteht, zum Vorwurf nehmen und hierüber philosophiren müssen; er wird zeigen müssen, wie diese Theile entstanden sind, und wie sie in der Verbindung, in welcher sie mit einander stehen, entstanden sind. Wer aber eine Sache nicht aus der Erfahrung unmittelbar, sondern aus ihren Gründen und Ursachen erkennt, wer also durch diese, nicht durch die Erfahrung, gezwungen wird zu sagen: „ „die Sache muss so und sie kann nicht anders sein, sie muss sich nothwendig so verhalten, sie muss diese Eigenschaften haben und andere kann sie nicht haben" " — der sieht die Sache nicht nur historisch, sondern wirklich philosophisch ein, und er hat eine philosophische Kenntniss von ihr. Eine solche philosophische Erkenntniss von einem organischen Körper, die von der bloss historischen sehr verschieden ist, wird unsere Theorie der Generation sein."

Caspar Friedrich Wolff (1764).

Aristoteles. — Malpighi. — Präformations-Theorien. Ovulisten (Haller, Leibniz). Animalculisten (Leeuwenhoek, Spallanzani). Epigenesis-Theorie. Caspar Friedrich Wolff.

Inhalt des zweiten Vortrages.

Entwickelungsgeschichte der Thiere von Aristoteles. Seine Kenntnisse in der Keimesgeschichte niederer Thiere. Stillstand der naturwissenschaftlichen Forschung im christlichen Mittelalter. Erstes Erwachen der Ontogenie im Beginne des siebzehnten Jahrhunderts. Fabricius ab Aquapendente. Harvey. Marcello Malpighi. Die Bedeutung des bebrüteten Hühnchens. Die Theorie der Präformation und der Einschachtelung (Evolution und Prädelineation). Auswickelung eingewickelter bereits vorhandener Körpertheile. Männliche und weibliche Einschachtelungstheorie. Entweder das Samenthierchen oder das Ei ist das vorgebildete Individuum. Animalculisten oder Spermagläubige (Leeuwenhoek, Hartsoeker, Spallanzani). Ovulisten oder Eigläubige (Haller, Leibniz, Bonnet). Berechnung der eingeschachtelten Menschenkeime in Eva's Eierstock. Entdeckung der Jungfern-Zeugung durch Bonnet. Sieg der Präformationstheorie durch die Autorität von Haller und Leibniz. Caspar Friedrich Wolff. Seine Schicksale und Werke. Die Theoria generationis. Neubildung oder Epigenesis. Die Entwickelungsgeschichte des Darmcanals. Die ersten Anfänge der Keimblätter-Theorie (vier Schichten oder Blätter). Die Metamorphose der Pflanzen. Die Keime der Zellentheorie. Wolff's monistische Philosophie.

Litteratur:

Aristoteles, *Fünf Bücher von der Zeugung und Entwickelung der Thiere. Griechisch und Deutsch von Aubert und Wimmer.* 1860.

Fabricius ab Aquapendente, 1600. *De formata foetu.* 1604. *De formatione foetus.*

Marcello Malpighi, 1687. *De formatione pulli. De ovo incubato.*

Caspar Friedrich Wolff, 1759. *Theoria generationis.*

Derselbe, 1769. *De formatione intestinorum.*

Alfred Kirchhoff, 1868. *Caspar Friedrich Wolff, sein Leben und seine Bedeutung für die Lehre von der organischen Entwickelung. Jenaische Zeitschr. für Naturw., Bd. IV, S.* 193.

II.

Meine Herren!

Beim Eintritt in jede Wissenschaft ist es in vielen Beziehungen vortheilhaft, zunächst einen Blick auf ihren Entwickelungsgang zu werfen. Der bekannte Grundsatz, dass „jedes Gewordene nur durch sein Werden erkannt werden kann“, findet auch auf die Wissenschaft selbst seine Anwendung. Indem wir die stufenweise Ausbildung und das allmähliche Wachsthum derselben verfolgen, werden wir uns über ihre Aufgaben und Ziele am klarsten verständigen. Zugleich werden wir einsehen, dass der heutige Zustand der Entwickelungsgeschichte des Menschen mit seinen vielen Eigenthümlichkeiten nur dann richtig verstanden werden kann, wenn wir den historischen Entwickelungsgang unserer Wissenschaft in Betracht ziehen. Diese Betrachtung wird uns nicht lange aufhalten. Denn die Entwickelungsgeschichte des Menschen gehört zu den allerjüngsten Naturwissenschaften, und zwar gilt das von beiden Theilen derselben, sowohl von der Keimesgeschichte oder Ontogenie, als auch von der Stammesgeschichte oder Phylogenie.

Wenn wir von den gleich zu besprechenden ältesten Keimen der Wissenschaft im klassischen Alterthum absehen, so beginnt eigentlich die wahre Entwickelungsgeschichte des Menschen als Wissenschaft erst mit dem Jahre 1759, in welchem einer der grössten deutschen Naturforscher, Caspar Friedrich Wolff, seine „Theoria generationis“ veröffentlichte. Das war der erste Grundstein zu einer wahren Keimesgeschichte der Thiere. Erst fünfzig Jahre später, 1809, publicirte Jean Lamarck seine „Philosophie zoologique“, den ersten Versuch, Grundlagen für eine Stammesgeschichte zu finden; und abermals ein halbes Jahrhundert später, im Jahre 1859, erschien Darwin's Werk, welches wir als die erste wissenschaftliche Ausführung dieses Versuchs betrachten müssen. Ehe wir jedoch auf diese eigentliche Begründung der menschlichen Ent-

wickelungsgeschichte näher eingehen, wollen wir einen flüchtigen Blick auf jenen grossen Philosophen und Naturforscher des Alterthums werfen, der in diesem Gebiete wie in vielen anderen Zweigen naturwissenschaftlicher Forschung während eines Zeitraumes von mehr als zweitausend Jahren einzig dasteht, auf den „Vater der Naturgeschichte": Aristoteles.

Die hinterlassenen naturwissenschaftlichen Schriften des Aristoteles beschäftigen sich mit sehr verschiedenen Seiten biologischer Forschung; das umfassendste Werk ist die berühmte „Geschichte der Thiere". Nicht weniger interessant aber ist eine kleinere Schrift, „Ueber Zeugung und Entwickelung der Thiere" (*„Peri Zoon Geneseos"*) [15]. Dieses Werk behandelt speciell die Entwickelungsgeschichte, und ist schon deshalb von hohem Interesse, weil es das älteste seiner Art ist, und das einzige, welches uns aus dem klassischen Alterthum einigermaassen vollständig überliefert wurde. Gleich den anderen naturwissenschaftlichen Schriften des Aristoteles hat auch dieses inhaltsreiche Werk die ganze Wissenschaft zwei Jahrtausende hindurch beherrscht. Unser Philosoph war ein ebenso scharfsinniger Beobachter, als genialer Denker. Aber während seine philosophische Bedeutung niemals zweifelhaft war, sind seine Verdienste als beobachtender Naturforscher erst neuerdings gehörig gewürdigt worden. Die Naturforscher, die um die Mitte unseres Jahrhunderts seine naturwissenschaftlichen Schriften einer genauen Untersuchung unterzogen, wurden durch eine unerwartete Fülle von interessanten Mittheilungen und merkwürdigen Beobachtungen überrascht. Bezüglich der Entwickelungsgeschichte ist hier besonders hervorzuheben, dass Aristoteles dieselbe bei Thieren aus sehr verschiedenen Klassen verfolgte, und dass er namentlich im Gebiete der niederen Thiere bereits mehrere der merkwürdigsten Thatsachen kannte, mit denen wir erst in den vierziger und fünfziger Jahren unseres Jahrhunderts auf's Neue bekannt geworden sind. So steht es z. B. fest, dass er mit der ganz eigenthümlichen Fortpflanzungs- und Entwickelungsweise der Tintenfische oder Cephalopoden vertraut war, bei welchen ein Dottersack aus dem Munde des Embryo heraushängt. Er wusste ferner, dass aus den Eiern der Bienen, auch wenn dieselben nicht befruchtet werden, sich Embryonen entwickeln; diese sogenannte „Parthenogenesis" oder die jungfräuliche Zeugung der Bienen ist erst in unseren Tagen durch den verdienstvollen Münchener Zoologen Siebold bestätigt worden: derselbe beobachtete, dass sich männliche Bienen aus unbefruchteten Eiern, weibliche hingegen nur aus befruchteten Eiern entwickeln [16].

Aristoteles erzählt ferner, dass einzelne Fische (aus der Gattung *Serranus*) Zwitter seien, indem jedes Individuum männliche und weibliche Organe besitze und sich selbst befruchten könne; auch das ist neuerdings bestätigt worden. Ebenso war ihm bekannt, dass der Embryo mancher Haifische durch eine Art Mutterkuchen oder Placenta, ein ernährendes blutreiches Organ, mit dem Mutterleibe verbunden ist, wie dies sonst nur bei den höheren Säugethieren und beim Menschen der Fall ist. Diese Placenta des Haifisches galt lange Zeit als Fabel, bis der Berliner Zoologe Johannes Müller im Jahre 1839 die Thatsache als richtig erwies. So liessen sich aus der Entwickelungsgeschichte des Aristoteles noch eine Menge von merkwürdigen Beobachtungen anführen, die beweisen, wie genau dieser grosse Naturforscher mit ontogenetischen Untersuchungen vertraut und wie weit er in dieser Beziehung der folgenden Zeit vorausgeeilt war.

Bei den meisten Beobachtungen begnügte er sich nicht mit der Mittheilung des Thatsächlichen, sondern knüpfte daran Betrachtungen über dessen Bedeutung. Einige von diesen theoretischen Reflexionen sind deshalb von besonderem Interesse, weil sich darin eine richtige Grundanschauung vom Wesen der Entwickelungsvorgänge erkennen lässt. Er fasst die Entwickelung des Individuums als eine Neubildung auf, bei welcher die verschiedenen Körpertheile nach einander entstehen. Wenn das menschliche oder thierische Individuum sich im mütterlichen Körper oder im Ei ausserhalb desselben entwickelt, so soll zuerst das Herz entstehen, welches er als Anfangs- und Mittelpunkt des Körpers betrachtet. Nach der Bildung des Herzens treten dann die anderen Organe auf, die inneren früher als die äusseren, die oberen (welche über dem Zwerchfell liegen) früher als die unteren (welche unter demselben sich finden). Sehr frühzeitig bildet sich das Gehirn, aus welchem dann die Augen hervorwachsen. Diese Behauptungen sind in der That ganz zutreffend. Suchen wir uns überhaupt aus diesen Angaben des Aristoteles ein Bild von seiner Auffassung der Entwickelungsvorgänge zu machen, so können wir wohl darin eine dunkle Ahnung derjenigen ontogenetischen Theorie finden, welche wir heute die Epigenesis nennen und welche erst zwei tausend Jahre später durch Wolff thatsächlich als die allein richtige nachgewiesen wurde. Dafür ist namentlich der Umstand sehr bezeichnend, dass Aristoteles die Ewigkeit des Individuums in jeder Beziehung leugnete. Er behauptete, ewig könne vielleicht die Art oder die Gattung sein, die aus den gleichartigen Individuen gebildet werde: allein

das Individuum selbst sei vergänglich: es entstehe neu während des Zeugungsactes, und gehe beim Tode zu Grunde.

Während der zwei Jahrtausende, die auf ARISTOTELES folgen, ist von keinem irgend wesentlichen Fortschritt in der Zoologie überhaupt, und in der Entwickelungsgeschichte im Besonderen, zu berichten. Man begnügte sich damit, seine zoologischen Schriften auszulegen, abzuschreiben, vielfach durch Zusätze zu verunstalten und sie in andere Sprachen zu übersetzen. Selbständige Forschungen wurden während dieses langen Zeitraumes fast gar nicht angestellt. Namentlich war während des christlichen Mittelalters, wo mit der Ausbildung und Ausbreitung einflussreicher Glaubens-Vorstellungen überhaupt der selbstständigen naturwissenschaftlichen Forschung unüberwindliche Hindernisse in den Weg gelegt wurden, von einer neuen Aufnahme der biologischen Forschungen gar keine Rede. Selbst als im sechzehnten Jahrhundert die menschliche Anatomie wieder zu erwachen begann und zum ersten Male wieder selbstständige Untersuchungen über den Körperbau des ausgebildeten Menschen angestellt wurden, wagten doch die Anatomen nicht, ihre Beobachtungen noch weiter auf die Beschaffenheit des noch nicht ausgebildeten menschlichen Körpers, auf die Bildung und Entwickelung des Embryo auszudehnen. Die damals herrschende Scheu vor derartigen Forschungen hatte vielerlei Ursachen. Sie erscheint natürlich, wenn man bedenkt, dass durch die Bulle des Papstes Bonifacius VIII. der grosse Kirchenbann über Alle ausgesprochen war, die eine menschliche Leiche zu zergliedern wagten. Wenn nun schon die anatomische Untersuchung des entwickelten menschlichen Körpers für ein fluchwürdiges Verbrechen galt: um wieviel sträflicher und gottloser musste die Untersuchung des im Mutterleibe verborgenen kindlichen Körpers erscheinen, den der Schöpfer selbst durch seine verborgene Lage dem neugierigen Blicke der Naturforscher absichtlich entzogen zu haben schien! Die christliche Kirche, die zu jener Zeit viele Tausende wegen Mangels an Rechtgläubigkeit martern, hinrichten und verbrennen liess, ahnte schon damals mit richtigem Instincte die ihr drohende Gefahr von Seiten ihrer emporwachsenden Todfeindin, der Naturwissenschaft; ihre Allmacht wusste dafür zu sorgen, dass letztere keine zu raschen Fortschritte machte.

Erst als durch die Reformation die allumfassende Macht der alleinseligmachenden Kirche gebrochen war und ein neuer frischer Geisteshauch die geknechtete Wissenschaft aus den eisernen Fesseln der Glaubenshaft zu erlösen begann, konnte mit der Wiederauf-

nahme anderer naturwissenschaftlicher Forschungen auch die Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Menschen sich wieder freier bewegen. Doch blieb die Ontogenie hinter der Anatomie weit zurück. Erst im Beginne des siebzehnten Jahrhunderts erschienen die ersten ontogenetischen Schriften. Den Anfang machte der italienische Anatom FABRICIUS AB AQUAPENDENTE, Professor in Padua, der in zwei Schriften (*De formato foetu*, 1600, und *De formatione foetus*, 1604) die ältesten Abbildungen und Beschreibungen von Embryonen des Menschen und anderer Säugethiere, sowie des Hühnchens veröffentlichte. Aehnliche unvollkommene Darstellungen gaben demnächst SPIGELIUS (*De formato foetu*, 1631), der Engländer NEEDHAM (1667) und sein berühmter Landsmann HARVEY (1652), derselbe, der den Blutkreislauf im Thierkörper entdeckte und den wichtigen Ausspruch that: „*Omne vivum ex ovo*" (Alles Lebendige entsteht aus einem Ei). Der holländische Naturforscher SWAMMERDAM veröffentlichte in seiner „Bibel der Natur" die ersten Beobachtungen über die Embryologie des Frosches und die sogenannte „Furchung" seines Eidotters. Die bedeutendsten ontogenetischen Untersuchungen aus dem siebzehnten Jahrhundert waren aber diejenigen des berühmten Italieners MARCELLO MALPIGHI aus Bologna, der ebenso in der Zoologie wie in der Botanik bahnbrechend auftrat. Seine beiden Abhandlungen „*De formatione pulli*" und „*De ovo incubato*" (1687) enthalten die erste zusammenhängende Darstellung der Entwickelung des Hühnchens im bebrüteten Ei.

Hier muss ich gleich Einiges über die grosse Bedeutung bemerken, welche gerade das Hühnchen für unsere Wissenschaft besitzt. Die Bildungsgeschichte des Hühnchens, wie überhaupt aller Vögel, stimmt in ihren wesentlichen Grundzügen vollständig mit derjenigen aller anderen höheren Wirbelthiere, also auch des Menschen überein. Die drei höheren Wirbelthierklassen: Säugethiere, Vögel und Reptilien (Eidechsen, Schlangen, Schildkröten u. s. w.) zeigen vom Anfang ihrer individuellen Entwickelung an in allen wesentlichen Grundzügen der Körperbildung, und insbesondere ihrer ersten Anlage, eine so überraschende Aehnlichkeit, dass man sie lange Zeit hindurch gar nicht unterscheiden kann (vergl. Taf. VI und VII). Schon längst wissen wir, dass wir bloss die Entwickelung eines Vogelkeimes, als des am leichtesten zugänglichen Embryo, zu verfolgen brauchen, um uns über die wesentlich gleiche Entwickelungsweise der Säugethiere (also auch des Menschen) zu unterrichten. Schon als man um die Mitte und das Ende des siebzehnten Jahrhunderts menschliche Embryonen und überhaupt Säuge-

thier-Embryonen aus früheren Stadien zu untersuchen begann, erkannte man sehr bald diese höchst wichtige Thatsache. Dieselbe ist sowohl in theoretischer wie in practischer Beziehung von der grössten Bedeutung. Für die Theorie der Entwickelung lassen sich aus dieser gleichartigen Beschaffenheit der Embryonen von sehr verschiedenen Thieren die wichtigsten Schlüsse ziehen. Für die Praxis der ontogenetischen Untersuchung aber ist dieselbe deshalb unschätzbar, weil die sehr genau bekannte Ontogenie der Vögel die nur sehr lückenhaft untersuchte Embryologie der Säugethiere auf das vollständigste ergänzt und erläutert. Hühnereier kann man jederzeit in beliebiger Menge haben und durch ihre künstliche Bebrütung die Entwickelung des Embryo Schritt für Schritt verfolgen. Hingegen ist die Entwickelungsgeschichte der Säugethiere viel schwieriger zu untersuchen, weil hier der Embryo nicht isolirt in einem grossen gelegten Ei, in einem selbstständigen Körper sich entwickelt, sondern vielmehr das kleine Ei im mütterlichen Körper eingeschlossen und bis zur Reife verborgen bleibt. Daher ist es sehr schwer, alle die einzelnen Stadien der Entwickelung behufs einer zusammenhängenden Untersuchung sich in grösserer Menge zu verschaffen, abgesehen von äusseren Gründen, wie den bedeutenden Kosten, den technischen Schwierigkeiten und mannichfaltigen anderen Hindernissen, auf welche grössere Untersuchungsreihen an befruchteten Säugethieren stossen. Deshalb ist seit jener Zeit bis auf den heutigen Tag das bebrütete Hühnchen dasjenige Object geblieben, welches bei weitem am häufigsten und genauesten untersucht wird. Besonders mit Hülfe der vervollkommneten Brütmaschinen kann man sich überall und zu jeder Zeit Hühner-Embryonen in jedem beliebigen Stadium der Entwickelung und in gewünschter Anzahl verschaffen, und so Schritt für Schritt ihre Ausbildung im Zusammenhang untersuchen.

Die Entwickelungsgeschichte des bebrüteten Hühnchens wurde nun schon gegen Ende des siebzehnten Jahrhunderts durch MALPIGHI so weit gefördert, und in den wesentlichsten gröberen und äusseren Verhältnissen erkannt, als es durch die unvollkommene Untersuchung mit den damaligen Mikroskopen überhaupt möglich war. Natürlich war die Vervollkommnung des Mikroskopes und der technischen Untersuchungs-Methoden eine nothwendige Vorbedingung für genauere embryologische Untersuchungen. Denn die Wirbelthier-Embryonen sind in ihren ersten Entwickelungsstadien so klein und zart, dass man ohne ein gutes Mikroskop und ohne Anwendung besonderer technischer Hülfsmittel überhaupt nicht

tiefer in ihr Erkenntniss einzudringen im Stande ist. Die Anwendung dieser Hülfsmittel und die wesentliche Verbesserung der Mikroskope erfolgte aber erst im Anfange unseres Jahrhunderts.

In der ganzen ersten Hälfte des achtzehnten Jahrhunderts, in welcher die systematische Naturgeschichte der Thiere und Pflanzen durch LINNÉ's hochberühmtes *„Systema naturae"* einen so gewaltigen Aufschwung nahm, machte die Entwickelungsgeschichte so gut wie gar keine Fortschritte. Erst im Jahre 1759 trat in CASPAR FRIEDRICH WOLFF der Genius auf, der dieser Wissenschaft eine ganz neue Wendung geben sollte. Bis auf diesen Zeitpunkt beschäftigte sich die damalige Embryologie fast ausschliesslich mit unglücklichen Versuchen, aus dem bis dahin erworbenen dürftigen Beobachtungsmaterial verschiedene Entwickelungstheorien aufzubauen.

Die Theorie, welche damals zur Geltung kam und während des ganzen vorigen Jahrhunderts fast allgemeiner Anerkennung sich erfreute, heisst gewöhnlich die Theorie der Auswickelung oder Evolution, noch besser die Theorie der Vorbildung oder Präformation[17]). Ihr wesentlicher Inhalt besteht in folgender Vorstellung: Bei der individuellen Entwickelung jedes Organismus, jedes Thieres und jeder Pflanze, und ebenso auch des Menschen, findet keinerlei wirkliche Neubildung statt; sondern bloss ein Wachsthum und eine Entfaltung von Theilen, die alle bereits seit Ewigkeit vorgebildet und fertig dagewesen sind, wenn auch nur sehr klein und in ganz zusammengefaltetem Zustande. Jeder organische Keim enthält also bereits alle Körpertheile und Organe in ihrer späteren Form, Lagerung und Verbindung präformirt oder vorgebildet; mithin ist der ganze Entwickelungsgang des Individuums, der ganze ontogenetische Process nichts weiter als eine „Evolution" im strengsten Sinne des Wortes, d. h. eine Auswickelung eingewickelter präformirter Theile. Also z. B. in jedem Hühnerei finden wir nicht etwa eine einfache Zelle, die sich theilt, deren Zellen-Generationen die Keimblätter bilden und durch vielfache Veränderung, Sonderung und Neubildung endlich den Vogelkörper zu Stande bringen; sondern in jedem Hühnerei ist von Anfang an ein vollständiges Hühnchen mit allen seinen Theilen präformirt und zusammengewickelt enthalten. Bei der Entwickelung des bebrüteten Hühnereies werden diese Theile bloss auseinander gelegt und wachsen.

Sobald diese Theorie consequent weiter ausgebildet wurde, musste sie nothwendig zur „Einschachtelungslehre" führen. Danach soll von jeder Thierart und Pflanzenart ursprünglich nur

ein Paar oder ein Individuum geschaffen worden sein; dieses eine Individuum enthielt aber bereits die Keime von sämmtlichen andern Individuen in sich eingeschachtelt, die von dieser Art jemals gelebt haben und später noch leben werden. Da zu jener Zeit das Alter der Erde, entsprechend der biblischen Schöpfungsgeschichte, allgemein auf fünf- bis sechstausend Jahre geschätzt wurde, glaubte man ungefähr berechnen zu können, wie viel Keime von jeder Organismenart während dieses Zeitraums gelebt und also bereits in dem ersten „geschaffenen" Individuum der Species eingeschachtelt existirt hatten. Auch auf den Menschen wurde diese Theorie mit logischer Conseqnenz ausgedehnt und demgemäss behauptet, dass unsere gemeinsame Stammmutter Eva in ihrem Eierstock bereits die Keime von sämmtlichen Menschenkindern in einander geschachtelt enthalten habe.

Zunächst bildete sich diese Einschachtelungstheorie in der Weise aus, dass man, wie gesagt, die weiblichen Individuen als die in einander geschachtelten Schöpfungswesen ansah. Man glaubte, von jeder Species sei ursprünglich nur ein Pärchen geschaffen worden; das weibliche Individuum habe aber bereits in seinem Eierstock die sämmtlichen Keime aller Individuen beiderlei Geschlechts in sich eingeschachtelt enthalten, die überhaupt von dieser Art sich entwickeln sollten. Ganz anders gestaltete sich aber die Präformations-Theorie, als der holländische Mikroskopiker Leeuwenhoek im Jahre 1690 die menschlichen Zoospermien oder Samenfäden entdeckte, und nachwies, dass in der schleimigen Flüssigkeit des Sperma oder des männlichen Samens eine grosse Masse von äusserst feinen, lebhaft beweglichen Fäden existiren (vgl. Fig. 19 im VII. Vortrag). Diese überraschende Entdeckung wurde sofort dahin gedeutet, dass die lebendigen, munter in der Samenflüssigkeit umherschwimmenden Körperchen wahre Thiere, und zwar die vorgebildeten Keime der künftigen Generation seien. Wenn bei der Befruchtung die beiderlei Zeugungsstoffe, männliche und weibliche, zusammenkommen, sollten diese fadenförmigen „Samenthierchen" in den fruchtbaren Boden des Eikörpers eindringen und hier, wie das Samenkorn der Pflanze im fruchtbaren Erdboden, zur Auswickelung gelangen. Jedes einzelne Samenthierchen des Menschen ist demnach bereits ein Homunculus, ein kleiner ganzer Mensch: alle einzelnen Körpertheile sind in demselben bereits vollständig vorgebildet, und erleiden nur eine einfache Auswickelung und Vergrösserung, sobald sie in den dafür günstigen Boden des weiblichen Eies gelangen. Auch diese Theorie wurde consequent dahin ausgebildet, dass in

jedem einzeln fadenförmigen Körper die sämmtlichen folgenden Generationen seiner Nachkommen in äusserster Feinheit und winzigster Grösse sich eingeschachtelt befänden. Die Samendrüse oder der Hoden des Adam enthielt also bereits die Keime aller Menschenkinder, die unseren Erd-Planeten jemals bevölkert haben, gegenwärtig bewohnen und in aller Zukunft, „bis zum Ende der Welt", beleben werden.

Natürlich musste diese „männliche Einschachtelungslehre" sich der bisher gültigen weiblichen von Anfang an schroff gegenüberstellen. Das Gemeinsame beider bestand nur in der falschen Vorstellung, dass überhaupt vielfach in einander geschachtelte Keime von zahllosen Generationen fertig vorgebildet in jedem Organismus existiren; eine Vorstellung, die eigentlich auch der wunderlichen Prolepsis-Theorie von LINNÉ zu Grunde lag. Die beiden entgegengesetzten Einschachtelungs-Theorien begannen alsbald sich lebhaft zu befehden; und es entstanden in der Physiologie des achtzehnten Jahrhunderts zwei grosse, scharf getrennte Heerlager, die sich auf das schroffste gegenüberstanden und heftig bekämpften: die Animalculisten und die Ovulisten. Der Streit zwischen diesen Parteien muss uns heutzutage sehr belustigend erscheinen, da die Theorie der einen ebenso vollständig in der Luft schwebt, wie die der anderen. Wie ALFRED KIRCHHOFF in seiner vortrefflichen biographischen Skizze von WOLFF sagt, „liess sich dieser Streit ebenso wenig entscheiden, wie die Frage, ob die Engel in dem östlichen oder westlichen Himmelsraume wohnen".

Die Animalculisten oder die Sperma-Gläubigen hielten die beweglichen Samenfäden für die wahren Thierkeime und stützten sich dabei einerseits auf die lebhafte Bewegung, anderseits auf die Form dieser Samenthierchen. Diese zeigen nämlich beim Menschen, wie bei der grossen Mehrzahl der übrigen Thiere, einen länglichrunden, eiförmigen oder birnförmigen Kopf, ein dünnes Mittelstück und einen äusserst dünnen, haarfein ausgezogenen und sehr langen Schwanz (Fig. 19). In Wahrheit ist das ganze Gebilde nur eine einfache Zelle, und zwar eine Geisselzelle; der Kopf ist der Zellenkern, umgeben von etwas Zellsubstanz, die sich in das dünnere Mittelstück und den haarfeinen, beweglichen Schwanz fortsetzt; letzterer ist der „Geissel" oder dem Flimmerfaden anderer Geisselzellen gleichbedeutend. Die Animalculisten aber hielten den Kopf für einen wahren Thierkopf und den übrigen Körper für einen ausgebildeten Thierkörper. Vorzüglich waren es LEEUWENHOEK, HART-

SOEKER und SPALLANZANI, welche diese phantastische „Prädelineations-Theorie" vertheidigten.

Die entgegengesetzte Partei, die Ovulisten (Ovisten) oder Ei-Gläubigen, die an der älteren Evolutions-Theorie festhielten, behaupteten dagegen, dass das Ei der wahre Thierkeim sei, und dass die Zoospermien bei der Befruchtung nur den Anstoss zur Auswickelung des Eies gäben, in welchem alle Generationen in einander eingeschachtelt zu finden wären. Diese Ansicht blieb während des ganzen vorigen Jahrhunderts bei der grossen Mehrzahl der Biologen in unbestrittener Geltung, trotzdem WOLFF schon 1759 das völlig Unbegründete derselben nachwies. Vorzüglich verdankte sie ihre Geltung dem Umstande, dass die berühmtesten Autoritäten der damaligen Biologie und Philosophie sich zu ihren Gunsten erklärten, unter ihnen namentlich HALLER, BONNET und LEIBNIZ.

ALBRECHT VON HALLER, Professor in Göttingen, der oft der Vater der Physiologie genannt wird, war ein sehr gelehrter und vielseitig gebildeter Mann; aber in Bezug auf tiefere Auffassung der Natur-Erscheinungen nahm er keineswegs eine sehr hohe Stufe ein, und hat sich am besten selbst charakterisirt in dem berühmten und viel citirten Ausspruche: „Ins Innere der Natur dringt kein erschaffener Geist — glückselig, wem sie nur die äussere Schale weist!" Die beste Antwort auf diese „schale" Naturbetrachtung hat GOETHE in dem herrlichen Gedicht gegeben, das mit den Worten schliesst:

„Natur hat weder Kern noch Schale,
Alles ist sie mit einem Male!
Dich prüfe Du nur allermeist,
Ob Du Kern oder Schale seist!"

Doch hat es trotzdem auch neuerdings nicht an Versuchen gefehlt, HALLER's „schalen" Standpunkt zu vertheidigen: insbesondere hat WILHELM HIS denselben bewundernd in Schutz genommen.

HALLER vertrat die Evolutions-Theorie in seinem berühmten Hauptwerke, den „*Elementa Physiologiae*", auf das entschiedenste mit den Worten: „Es giebt kein Werden! (*Nulla est epigenesis!*). Kein Theil im Thierkörper ist vor dem anderen gemacht worden, und alle sind zugleich erschaffen (*Nulla in corpore animali pars ante aliam facta est, et omnes simul creatae existunt*)." Er leugnete also eigentlich jede wahre Entwickelung in natürlichem Sinne, und ging darin sogar so weit, dass er selbst beim neugeborenen Knaben die Existenz des Bartes, beim geweihlosen Hirschkalbe die Existenz des Geweihes behauptete; alle Theile sollten schon fertig da sein und nur dem menschlichen Auge vor-

läufig verborgen sein. HALLER berechnete sogar die Zahl der Menschen, welche Gott am sechsten Tage seines Schöpfungswerkes auf einmal geschaffen und im Eierstock der Mutter Eva eingeschachtelt hatte. Er taxirt sie auf 200,000 Millionen, indem er die Zeit seit der Erschaffung der Welt auf 6000 Jahre, das durchschnittliche Menschenalter auf 30 Jahre und die Zahl der gleichzeitig lebenden Menschen auf 1000 Millionen anschlägt. Und allen diesen blühenden Unsinn nebst den daraus gezogenen Consequenzen vertheidigt der berühmte HALLER auch dann noch mit bestem Erfolge, nachdem bereits der tiefblickende WOLFF die wahre Epigenesis entdeckt und durch Beobachtung bewiesen hatte!

Unter den Philosophen war es vor Allen der hochberühmte LEIBNIZ, der die Präformations-Theorie annahm und durch seine grosse Autorität, wie durch seine geistreiche Darstellung, ihr zahlreiche Anhänger zuführte. Gestützt auf seine Monadenlehre, wonach Seele und Leib sich in ewig unzertrennlicher Gemeinschaft befinden und in ihrer Zweieinigkeit das Individuum, die „Monade“ bilden, wendete LEIBNIZ die Einschachtelungs-Theorie ganz folgerichtig auch auf die Seele an, und leugnete für diese eine wahre Entwickelung ebenso wie für den Körper. In seiner Theodicee sagt er z. B.: „So sollte ich meinen, dass die Seelen, welche eines Tages menschliche Seelen sein werden, im Samen, wie jene von anderen Species, dagewesen sind, dass sie in den Voreltern bis auf Adam, also seit dem Anfang der Dinge, immer in der Form organisirter Körper existirt haben.“

Die wichtigsten thatsächlichen Stützen schien die Einschachtelungs-Theorie durch die Beobachtungen eines ihrer eifrigsten Anhänger, BONNET, zu erhalten. Dieser entdeckte 1745 zuerst bei den Blattläusen die sogenannte „Jungfernzeugung“ oder Parthenogenesis, eine interessante Art der Fortpflanzung, die neuerdings bei vielen verschiedenen Gliederthieren, namentlich Krebsen und Insecten durch SIEBOLD und Andere nachgewiesen worden ist[16]). Bei diesen und anderen niederen Thieren gewisser Gattungen kann das Weibchen sich mehrere Generationen hindurch fortpflanzen, ohne von einem Männchen befruchtet worden zu sein. Man nennt solche Eier, die zu ihrer Entwickelung der Befruchtung nicht bedürfen, „falsche Eier“, Pseudova oder Sporen. BONNET beobachtete nun zum ersten Male, dass eine weibliche Blattlaus, welche er in klösterlicher Zucht vollständig abgeschlossen und vor jeder männlichen Gemeinschaft geschützt hatte, nach viermaliger Häutung am elften Tage eine lebendige Tochter, innerhalb der nächsten zwanzig Tage sogar noch

94 Töchter gebar, und dass diese alle, ohne jemals mit einem Männchen zusammen zu kommen, sich alsbald wieder auf dieselbe jungfräuliche Weise vermehrten. Da schien nun allerdings der handgreifliche Beweis für die Wahrheit der Einschachtelungs-Theorie, und zwar im Sinne der Ovulisten, vollständig geliefert zu sein; und es war nicht wunderbar, dass dieselbe nun fast allgemeine Anerkennung fand.

So stand die Sache, als plötzlich im Jahre 1759 der jugendliche Caspar Friedrich Wolff auftrat und mit seiner neuen Epigenesis-Theorie den gesammten Präformations-Theorien den Todesstoss gab. Wolff war 1733 zu Berlin geboren, der Sohn eines Schneiders, und machte seine naturwissenschaftlichen und medicinischen Studien zunächst in Berlin am Collegium medico-chirurgicum unter dem berühmten Anatomen Meckel, später in Halle. Hier bestand er im 26. Lebensjahre seine Doctorprüfung, und vertheidigte am 28. November 1759 in seiner Doctordissertation die neue Lehre von der wahren Entwickelung, die „Theoria generationis" auf Grund der Epigenesis. Diese Dissertation gehört trotz ihres geringen Umfanges und ihrer schwerfälligen Sprache zu den werthvollsten Schriften im ganzen Gebiete der biologischen Litteratur. Sie ist ebenso ausgezeichnet durch die Fülle der neuen und sorgfältigen Beobachtungen, wie durch die weit reichenden und höchst fruchtbaren Ideen, welche überall aus den Beobachtungen abgeleitet und zu einer lichtvollen und durchaus naturwahren Theorie der Entwickelung verknüpft sind. Trotzdem hatte diese merkwürdige Schrift zunächst gar keinen Erfolg. Obgleich die naturwissenschaftlichen Studien in Folge der von Linné gegebenen Anregung zu jener Zeit mächtig emporblühten, obgleich Botaniker und Zoologen bald nicht mehr nach Dutzenden, sondern nach Hunderten zählten, bekümmerte sich doch fast Niemand um Wolff's Theorie der Generation. Die Wenigen aber, die sie gelesen hatten, hielten sie für grundfalsch, so besonders Haller. Obgleich Wolff durch die exactesten Beobachtungen die Wahrheit der Epigenesis bewies und die in der Luft schwebenden Hypothesen der Präformations-Theorie widerlegte, blieb dennoch der „exacte" Physiologe Haller der eifrigste Anhänger der letzteren und verwarf die richtige Lehre von Wolff mit seinem dictatorischen Machtspruche: *Nulla est epigenesis!* Kein Wunder, wenn die ganze Gesellschaft der physiologischen Gelehrten in der zweiten Hälfte des achtzehnten Jahrhunderts sich dem Machtspruche dieses physiologischen Papstes unterwarf und die Epigenesis als gefährliche Neuerung bekämpfte.

Mehr als ein halbes Jahrhundert musste vergehen, bis WOLFF's Arbeiten die verdiente Anerkennung fanden. Erst nachdem MECKEL im Jahre 1812 eine andere höchst wichtige Schrift WOLFF's: „Ueber die Bildung des Darmcanals" (aus dem Jahre 1768) in's Deutsche übersetzt und auf die ausserordentliche Bedeutung derselben aufmerksam gemacht hatte, fing man an, sich wieder mit ihm zu beschäftigen; und doch war dieser bereits verschollene Schriftsteller unter allen Naturforschern des vorigen Jahrhunderts am tiefsten in das Verständniss des lebendigen Organismus eingedrungen.

So unterlag denn damals, wie es so oft in der Geschichte der menschlichen Erkenntniss zu geschehen pflegt, die emporstrebende neue Wahrheit dem übermächtigen Irrthum, der durch die Macht der Autorität getragen wurde. Die sonnenklare Erkenntniss der Epigenesis vermochte den dichten Nebel des Präformationsdogma nicht zu durchdringen, und ihr genialer Entdecker wurde im Kampf um die Wahrheit von der Uebermacht der Feinde besiegt. Jeder weitere Fortschritt in der Entwickelungsgeschichte war damit vorläufig gehemmt. Das bleibt um so mehr zu bedauern, als WOLFF bei seiner ungünstigen äusseren Stellung dadurch schliesslich gezwungen wurde, sein deutsches Vaterland zu verlassen. Von vornherein mittellos, hatte er nur unter grossen äusseren Bedrängnissen seine klassische Arbeit vollenden können und war dann genöthigt, sich als praktischer Arzt sein Brod zu verdienen. Während des siebenjährigen Krieges war er in den Lazarethen in Schlesien thätig, hielt in dem Breslauer Feldlazareth ausgezeichnete Vorlesungen über Anatomie, und erregte dadurch die Aufmerksamkeit des hochgestellten Directors des Lazarethwesens, COTHENIUS. Nach abgeschlossenem Frieden versuchte dieser hohe Gönner, WOLFF in Berlin eine Lehrstelle zu verschaffen. Indessen scheiterte dies an der Engherzigkeit der Professoren des Berliner Collegium medicochirurgicum, welche jedem Fortschritt auf wissenschaftlichem Gebiet abgeneigt waren. Die Theorie der Epigenesis wurde von diesem hochgelehrten Collegium als die gefährlichste Ketzerei verfolgt, ähnlich wie noch vor einem Decennium die Descendenz-Theorie. Obgleich COTHENIUS und andere Berliner Gönner sich warm für WOLFF verwendeten, so war es doch nicht möglich, ihm auch nur die Erlaubniss zu verschaffen, öffentliche Vorlesungen über Physiologie in Berlin zu halten. Die Folge davon war, dass WOLFF sich gezwungen sah, einem ehrenvollen Rufe zu folgen, welchen die Kaiserin Katharina von Russland 1766 an ihn richtete. Er ging nach Petersburg, wo er noch 27 Jahre seinen Forschungen lebte [19].

Der Fortschritt, den Wolff in der gesammten Biologie herbeiführte, war grossartig. Die Masse von neuen wichtigen Beobachtungen und von fruchtbaren grossen Ideen, welche in seinen Schriften angehäuft sind, ist so gewaltig, dass wir erst allmählich im Laufe unseres Jahrhunderts gelernt haben, ihren vollen Werth zu würdigen und ihre Bedeutung richtig zu verstehen. Nach den verschiedensten Richtungen hin hat Wolff der biologischen Erkenntniss die richtige Bahn gebrochen. Erstens und vor Allem hat er durch die Theorie der Epigenesis überhaupt zum ersten Male das Verständniss vom wahren Wesen der organischen Entwickelung geöffnet. Er wies überzeugend nach, dass die Entwickelung jedes Organismus aus einer Kette von Neubildungen besteht, und dass weder im Ei noch im männlichen Samen eine Spur von der Form des ausgebildeten Organismus existirt. Vielmehr sind dies einfache Körper, welche eine ganz andere Bedeutung haben. Der Keim oder Embryo, welcher sich daraus entwickelt, ist nach seiner inneren Zusammensetzung und äusseren Configuration von dem ausgebildeten Organismus völlig verschieden. Nirgends haben wir es da mit vorgebildeten oder präformirten Theilen zu thun, nirgends mit Einschachtelung. Wir können heutzutage diese Theorie der Epigenesis kaum mehr Theorie nennen, weil wir uns von der Richtigkeit der Thatsache völlig überzeugt haben und dieselbe jeden Augenblick mit Hülfe des Mikroskopes demonstriren können.

Den ausführlichen empirischen Beweis für die Epigenesis-Theorie lieferte Wolff in seiner klassischen Abhandlung „Ueber die Bildung des Darmcanals“ (1768). Im ausgebildeten Zustande ist der Darmcanal des Huhnes ein sehr zusammengesetztes, langes Rohr, an welchem Lungen, Leber, Speicheldrüsen und zahlreiche kleinere Drüsen anhängen. Wolff zeigte nun, dass beim Hühner-Embryo in der ersten Zeit der Bebrütung von diesem zusammengesetzten Rohre mit allen seinen mannigfaltigen Theilen noch gar keine Spur vorhanden ist, sondern statt dessen ein flacher, blattförmiger Körper; und dass überhaupt der ganze Embryo-Körper in frühester Zeit die Gestalt eines flachen, länglichrunden Blattes besitzt. Wenn man bedenkt, wie schwierig damals, mit den schlechten Mikroskopen des vorigen Jahrhunderts, eine genauere Untersuchung von so ausserordentlich feinen und zarten Verhältnissen, wie der ersten blattförmigen Anlage des Vogelkörpers, war, so muss man die seltene Beobachtungsgabe Wolff's bewundern, der gerade in diesem dunkelsten Theile der Embryologie schon die wichtigsten Erkenntnisse thatsächlich feststellte. Er gelangte gerade durch

diese sehr schwierige Untersuchung zu der richtigen Anschauung, dass bei allen höheren Thieren, wie bei den Vögeln, der ganze Embryokörper eine Zeit lang eine flache, dünne, blattförmige Scheibe darstellt; anfangs ist diese einfach, dann aber aus mehreren Schichten zusammengesetzt. Die tiefste von diesen Schichten oder Blättern ist der Darmcanal, dessen Entwickelung Wolff von Anfang an bis zu seiner Vollendung vollständig verfolgte. Er wies nach, wie die blattförmige Anlage desselben zuerst zu einer Rinne wird, wie die Ränder dieser Rinne sich gegen einander krümmen und zu einem geschlossenen Canale verwachsen, und wie endlich zuletzt an diesem Rohre die beiden äusseren Oeffnungen (Mund und After) entstehen.

Aber auch die wichtige Thatsache entging Wolff nicht, dass in ganz ähnlicher Weise auch die übrigen Organ-Systeme des Körpers aus blattförmigen Anlagen sich zu Röhren gestalten. Auch das Nervensystem, das Muskelsystem, das Gefässsystem mit allen den verschiedenen dazu gehörigen Organen entwickelt sich ebenso aus einer einfachen blattförmigen Anlage, wie das Darmsystem. Und so kommt Wolff schon 1768 zu der bedeutungsvollen Erkenntniss, welche erst ein halbes Jahrhundert später Pander zu der fundamentalen „Keimblätter-Theorie“ gestaltete. Der Satz, in welchem Wolff den Grundgedanken der letzteren ausspricht, ist so merkwürdig, dass wir ihn hier wörtlich anführen: „Diese nicht etwa eingebildete, sondern auf den sichersten Beobachtungen begründete und höchst wunderbare Analogie von Theilen, die in der Natur so sehr von einander abweichen, verdient die Aufmerksamkeit der Physiologen im höchsten Grade, indem man leicht zugeben wird, dass sie einen tiefen Sinn hat und in der engsten Beziehung mit der Erzeugung und mit der Natur der Thiere steht. Es scheint, als würden zu verschiedenen Malen hinter einander nach einem und demselben Typus verschiedene Systeme, aus welchen dann ein ganzes Thier wird, gebildet; und als wären diese darum einander ähnlich, wenn sie gleich ihrem Wesen nach verschieden sind. Das System, welches zuerst erzeugt wird, zuerst eine eigenthümliche bestimmte Gestalt annimmt, ist das Nervensystem. Ist dieses vollendet, so bildet sich die Fleischmasse, welche eigentlich den Embryo ausmacht, nach demselben Typus. Darauf erscheint ein drittes, das Gefässsystem, das gewiss den ersteren nicht so unähnlich ist, dass nicht die als allen Systemen gemeinsam zukommend beschriebene Form in ihm leicht erkannt würde. Auf dieses folgt das vierte, der Darmcanal, der wieder nach demselben Typus gebildet wird und als ein vollendetes, in sich geschlossenes

Ganzes, den drei ersten ähnlich erscheint." Mit dieser höchst wichtigen Entdeckung legte WOLFF bereits den ersten Grund zu der fundamentalen „Keimblätter-Theorie", die durch PANDER (1817) und BAER (1828) erst viel später vollständig entwickelt wurde. Wörtlich sind allerdings WOLFF's Sätze nicht richtig; allein er näherte sich mit denselben der Wahrheit schon so weit, als es überhaupt damals möglich war und von ihm erwartet werden konnte.

Einen grossen Theil seiner umfassenden Natur-Anschauung verdankt WOLFF dem Umstande, dass er ein ebenso ausgezeichneter Botaniker als Zoologe war. Er untersuchte gleichzeitig auch die Entwickelungsgeschichte der Pflanzen, und begründete zuerst im Gebiete der Botanik diejenige Lehre, welche später GOETHE in seiner geistreichen Schrift von der Metamorphose der Pflanzen ausführte. WOLFF hat zuerst nachgewiesen, dass sich alle verschiedenen Theile der Pflanzen auf das Blatt als gemeinsame Grundlage oder als „Fundamentalorgan" zurückführen lassen. Die Blüthe und die Frucht mit allen ihren Theilen bestehen nur aus umgewandelten Blättern. Diese Erkenntniss musste WOLFF um so mehr überraschen, als er auch bei den Thieren, ebenso wie bei den Pflanzen, eine einfache blattförmige Anlage als die erste Form des embryonalen Körpers entdeckte.

So finden wir demnach bei WOLFF bereits die deutlichen Keime derjenigen Theorien, welche erst viel später andere geniale Naturforscher zur Grundlage des morphologischen Verständnisses vom Thier- und Pflanzenkörper erheben sollten. Noch höher wird aber unsere Bewunderung für diesen erhabenen Genius steigen, wenn wir in ihm sogar dem ersten Vorläufer der berühmten Zellentheorie begegnen. In der That hat WOLFF bereits, wie HUXLEY zuerst zeigte, eine deutliche Ahnung von dieser fundamentalen Theorie gehabt, indem er kleine mikroskopische Bläschen als die Elementartheile ansah, aus denen sich die Keimblätter aufbauten.

Endlich ist noch besonders auf den mechanistischen Charakter der tiefen philosophischen Reflexionen aufmerksam zu machen, welche WOLFF überall an seine bewunderungswürdigen Beobachtungen knüpfte. WOLFF war ein grosser monistischer Naturphilosoph im besten Sinne des Wortes. Freilich wurden seine philosophischen Untersuchungen ebenso wie seine empirischen über ein Jahrhundert hindurch ignorirt. Um so mehr wollen wir hervorheben, dass sich dieselben streng in jener allein berechtigten Bahn der Philosophie bewegten, welche wir die monistische nennen.

Dritter Vortrag.

Die neuere Keimesgeschichte.

„Die Entwickelungsgeschichte ist der wahre Lichtträger für Untersuchungen über organische Körper. Bei jedem Schritte findet sie ihre Anwendung, und alle Vorstellungen, welche wir von den gegenseitigen Verhältnissen der organischen Körper haben, werden den Einfluss unserer Kenntniss der Entwickelungsgeschichte erfahren. Es wäre eine fast endlose Arbeit, den Beweis für alle Zweige der Forschung führen zu wollen“

Karl Ernst von Baer (1828).

Christian Pander (1817). Karl Ernst von Baer (1828). Robert Remak (1850). Keimblätter-Theorie. Schichtung des Thierkörpers. Parablasten-Theorie. Symbiose der Wirbelthiere. Gastraea-Theorie.

Inhalt des dritten Vortrages.

Karl Ernst von Baer als der bedeutendste Nachfolger Wolff's. Die Würzburger Embryologenschule: Döllinger, Pander, Baer. Pander's Keimblätter-Theorie. Vollständige Ausbildung derselben durch Baer. Der scheibenförmige Keim zerfällt zunächst in zwei Keimblätter, welche beide sich wieder in je zwei Schichten spalten. Aus dem äusseren oder animalen Keimblatt entsteht die Hautschicht und die Fleischschicht. Aus dem inneren oder vegetativen Keimblatt entsteht die Gefässschicht und die Schleimschicht. Die Bedeutung der Keimblätter. Die Umwandlung derselben in Röhren. Baer's Entdeckung des menschlichen Eies, der Keimblase und des Axenstabes. Die vier Typen der Entwickelung in den vier Hauptgruppen des Thierreichs. Das Baer'sche Gesetz vom Typus der Entwickelung und vom Grade der Ausbildung. Erklärung dieses Gesetzes durch die Selectionstheorie. Baer's Nachfolger: Rathke, Johannes Müller, Bischoff, Kölliker. Die Zellentheorie: Schleiden, Schwann. Anwendung derselben auf die Ontogenie: Robert Remak. Rückschritte der Ontogenie: Reichert und His. Die mechanischen Entwickelungs-Theorien von Wilhelm His: Schneider-Theorie und Parablasten-Theorie. Hauptkeim und Nebenkeim. Die Symbiose der Wirbelthiere. Mechanische Erklärung der ontogenetischen Processe. Gastraea-Theorie. Homologie der beiden primären Keimblätter. Protozoen und Metazoen. Coelenterien und Coelomarien. Coelom-Theorie von Hertwig. Die vier secundären Keimblätter. Fortschritte der neueren Ontogenie.

Litteratur:

Carl Ernst von Baer, 1828. *Entwickelungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion.*

Robert Remak, 1850. *Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbelthiere.*

Albert Kölliker, 1861. *Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere* (*II. Aufl.* 1884).

Ernst Haeckel, 1866. *Generelle Ontogenie* (*Allgemeine Entwickelungsgeschichte der organischen Individuen*). *V. Buch der „Generellen Morphologie“* (*Bd II, p.* 1—300).

Francis Balfour, 1880 *Handbuch der vergleichenden Embryologie.*

Oscar Hertwig, 1886. *Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere* (*III. Aufl.* 1891).

Korschelt *und* **Heider**, 1890. *Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Thiere.*

III.

Meine Herren!

Wenn wir in unserer historischen Uebersicht über den Entwickelungsgang der menschlichen Ontogenie verschiedene Hauptabschnitte unterscheiden wollen, so können wir deren füglich drei nennen. Der erste Abschnitt hat uns im vorigen Vortrage beschäftigt und umfasst die gesammte Vorbereitungsperiode der embryologischen Untersuchungen: er reicht von ARISTOTELES bis auf CASPAR FRIEDRICH WOLFF, bis zum Jahre 1759, in dem die grundlegende *Theoria generationis* erschien. Der zweite Abschnitt, mit dem wir uns heute beschäftigen wollen, dauert genau ein Jahrhundert, nämlich bis zum Erscheinen des DARWIN'schen Werkes über den Ursprung der Arten, welches 1859 die gesammte Biologie und vor allem die Ontogenie in ihren Fundamenten umgestaltete. Die dritte Periode würde von DARWIN erst ihren Ausgang nehmen. Wenn wir der zweiten Periode demnach gerade die Dauer eines Jahrhunderts zuschreiben, so ist das insofern nicht ganz richtig, als das WOLFF'sche Werk ein halbes Jahrhundert hindurch, bis zum Jahre 1812, fast ganz unbeachtet blieb. Während dieser ganzen Zeit, während 53 Jahren, erschien auch nicht ein einziges Buch, welches auf der von WOLFF erschlossenen Bahn fortgeschritten wäre und welches seine Entwickelungstheorie weiter ausgeführt hätte. Nur gelegentlich wurden die vollkommen richtigen und unmittelbar auf Beobachtung der Thatsachen gegründeten Anschauungen WOLFF's erwähnt, aber als irrthümlich verworfen; die Gegner desselben, die Anhänger der damals herrschenden, falschen Präformationstheorie, würdigten ihn nicht einmal einer Widerlegung. Diese ungerechte Verkennung ist hauptsächlich der ausserordentlichen Autorität des berühmten ALBRECHT VON HALLER zu verdanken; sie ist eines der erstaunlichsten Beispiele für den Einfluss, welchen eine mächtige Autorität als solche gegenüber der klaren Erkenntniss der Thatsachen auf lange Zeit hin auszuüben vermag.

Die allgemeine Unbekanntschaft mit Wolff's Werken ging so weit, dass im Anfange unseres Jahrhunderts zwei Naturphilosophen, Oken (1806) und Kieser (1810), selbständige Untersuchungen über die Entwickelung des Darms beim Hühnchen anstellen und auf die richtige Spur der Ontogenie kommen konnten, ohne von der wichtigen Arbeit Wolff's über denselben Gegenstand etwas zu wissen; sie traten in seine Fusstapfen, ohne es zu ahnen. Das lässt sich leicht durch die Thatsache beweisen, dass sie nicht so weit kamen, wie Wolff selbst. Erst als im Jahre 1812 Meckel das Buch Wolff's über die Entwickelung des Darmcanals in's Deutsche übersetzt und auf seine hohe Bedeutung hingewiesen hatte, wurden plötzlich den anatomischen und physiologischen Gelehrten die Augen geöffnet. Bald darauf sehen wir eine ganze Anzahl von Biologen damit beschäftigt, von neuem embryologische Untersuchungen anzustellen und Wolff's Theorie der Epigenesis auszubauen.

Die Universität Würzburg war der Ort, von welchem diese Neubelebung der Ontogenie und die weitere Fortbildung der Epigenesis-Theorie ausging. Dort lehrte damals ein ausgezeichneter Biologe, Döllinger, der Vater des berühmten Münchener Theologen, der in unseren Tagen durch seine Opposition gegen das neue Dogma der päpstlichen Unfehlbarkeit sich so hohe Verdienste erworben hat. Döllinger war ein ebenso denkender Naturphilosoph, als genau beobachtender Biologe; er hegte für die Entwickelungsgeschichte das grösste Interesse und beschäftigte sich viel mit derselben. Doch hat er selbst keine grössere Arbeit auf diesem Gebiete zu Stande gebracht. Da kam im Jahre 1816 ein junger, eben promovirter Doctor der Medicin nach Würzburg, den wir gleich als den bedeutendsten Nachfolger Wolff's kennen lernen werden, Karl Ernst von Baer. Die Gespräche, welche dieser mit Döllinger über Entwickelungsgeschichte führte, wurden die Veranlassung zu ausgedehnten neuen Untersuchungen. Der letztere sprach nämlich den Wunsch aus, dass unter seiner Leitung ein junger Naturforscher von neuem selbständige Beobachtungen über die Entwickelung des Hühnchens während der Bebrütung des Eies in Angriff nehmen möge. Da weder er selbst noch Baer über die ziemlich bedeutenden Geldmittel verfügte, welche damals eine Brütmaschine und die Verfolgung des bebrüteten Eies, sowie die für unerlässlich gehaltene genaue Abbildung der beobachteten Entwickelungsstadien durch einen geübten Künstler erforderten, so wurde die Ausführung der Untersuchung Christian Pander übertragen, einem begüterten Jugendfreunde Baer's, welchen dieser

bewogen hatte, nach Würzburg zu kommen. Für die Anfertigung der nöthigen Kupfertafeln wurde ein geschickter Künstler, DALTON, gewonnen.

Da bildete sich, wie BAER sagt, „jene für die Naturwissenschaft ewig denkwürdige Verbindung, in welcher ein in physiologischen Forschungen ergrauter Veteran (DÖLLINGER), ein von Eifer für die Wissenschaft glühender Jüngling (PANDER) und ein unvergleichlicher Künstler (DALTON) sich verbanden, um durch vereinte Kräfte eine feste Grundlage für die Entwickelungsgeschichte des thierischen Organismus zu gewinnen". In kurzer Zeit wurde die Entwickelungsgeschichte des Hühnchens, an welcher BAER zwar nicht unmittelbar, aber doch mittelbar den lebhaftesten Antheil nahm, so weit gefördert, dass PANDER bereits in seiner 1817 erschienenen Dissertation [20]) zum ersten Male feste Grundzüge der Entwickelungsgeschichte des Hühnchens auf dem Fundamente von WOLFF's Theorie entwerfen konnte; er hat zuerst die von Letzterem vorbereitete Keimblätter-Theorie klar ausgesprochen und die von ihm geahnte Entwickelung der zusammengesetzten Organsysteme aus einfachen blattförmigen Primitivorganen durch die Beobachtung nachgewiesen. Nach PANDER zerfällt die blattförmige Keimanlage des Hühnereies schon vor der zwölften Stunde der Bebrütung in zwei verschiedene Schichten, ein äusseres seröses Blatt und ein inneres muköses Blatt (oder Schleimblatt); zwischen beiden entwickelt sich später eine dritte Schicht, das Gefässblatt.

KARL ERNST VON BAER, welcher zu PANDER's Untersuchungen wesentlich mit Veranlassung gegeben und nach seinem Weggange von Würzburg das lebhafteste Interesse dafür bewahrt hatte, begann seine eigenen, viel umfassenderen Forschungen 1819. Als reife Frucht derselben veröffentlichte er nach neun Jahren sein berühmtes Werk über „Entwickelungsgeschichte der Thiere; Beobachtung und Reflexion". Noch heute gilt dieses klassische Buch mit Recht für ein wahres Muster von sorgfältiger empirischer Beobachtung, verbunden mit geistvoller philosophischer Speculation. Der erste Theil erschien im Jahre 1828, der zweite neun Jahre später, im im Jahre 1837 [21]). BAER's Werk blieb das sichere Fundament, auf welchem die ganze nachfolgende Entwickelungsgeschichte bis auf den heutigen Tag fortgebaut hat. Er überflügelte seine Vorgänger, namentlich auch PANDER so weit, dass es nächst den WOLFF'schen Arbeiten als die wichtigste Basis der neueren Ontogenie zu betrachten ist. Da nun BAER zu den grössten Naturforschern unseres Jahrhunderts zählt und auch auf andere Zweige der Biologie einen

höchst fördernden Einfluss ausgeübt hat, so dürfte es von Interesse sein, über seine äusseren Lebensschicksale einige Mittheilungen hier einzufügen.

Karl Ernst von Baer ist 1792 in Esthland auf Piep, dem kleinen Gute seines Vaters, geboren. Er machte seine Studien von 1810 bis 1814 in Dorpat und ging dann nach Würzburg, wo Döllinger ihn nicht allein in die vergleichende Anatomie und Ontogenie einführte, sondern auch namentlich durch seine naturphilosophische Richtung höchst befruchtend und anregend auf ihn wirkte. Von Würzburg kam Baer nach Berlin, und dann, einer Aufforderung des Physiologen Burdach folgend, nach Königsberg, wo er mit einigen Unterbrechungen bis 1834 Vorlesungen über Zoologie und Entwickelungsgeschichte hielt und seine wichtigsten Arbeiten vollendete. Im Jahre 1834 ging er nach Petersburg als Mitglied der dortigen Akademie, verliess aber hier fast gänzlich sein früheres Arbeitsfeld und beschäftigte sich mit verschiedenen, von diesem weit abliegenden naturwissenschaftlichen Forschungen, namentlich mit geographischen, geologischen, ethnographischen und anthropologischen Untersuchungen. Seine letzten Lebensjahre brachte er in Dorpat zu, wo er 1876 starb. Bei weitem seine bedeutendsten Arbeiten sind diejenigen über die Entwickelungsgeschichte der Thiere; sie wurden fast alle in Königsberg gefertigt, wenn auch theilweise erst später veröffentlicht. Die Verdienste derselben sind, ebenso wie die der Wolff'schen Schriften, sehr vielseitig und erstrecken sich über das ganze Gebiet der Ontogenie nach den verschiedensten Richtungen hin.

Zunächst bildete Baer die fundamentale Keimblätter-Theorie im Ganzen wie im Einzelnen so klar und vollständig durch, dass dieselbe seitdem allgemein als der nothwendige Ausgangspunkt für alle ontogenetischen Forschungen gilt. Baer nahm an, dass bei allen Wirbelthieren in derselben Weise zuerst zwei, und darauf vier Keimblätter sich bilden; und dass durch deren Umwandlung in Röhren die ersten Fundamental-Organe des Körpers entstehen. Nach Baer ist die erste Anlage des Wirbelthierkörpers, welche auf dem kugeligen Dotter des befruchteten Eies sichtbar wird, eine länglich-runde Scheibe, die sich zunächst in zwei Blätter oder Schichten spaltet. Aus der oberen Schicht oder dem animalen Blatte entwickeln sich alle Organe, welche die Erscheinungen des animalen Lebens bewirken: die Functionen der Empfindung, der Bewegung, der Deckung des Körpers. Aus der unteren Schicht oder dem vegetativen Blatte gehen alle die Organe hervor, welche die Vegetation des Körpers vermitteln,

die Lebenserscheinungen der Ernährung, der Verdauung, der Blutbildung und der Athmung; ferner die Funktionen der Absonderung, der Fortpflanzung u. s. w.

Jedes dieser beiden ursprünglichen Keimblätter spaltet sich nach Baer wieder in zwei dünnere, über einander liegende Blätter oder Lamellen. Die beiden Lamellen des oberen oder animalen Blattes nennt er Hautschicht und Fleischschicht. Aus der oberflächlichsten dieser beiden Lamellen, aus der Hautschicht, bildet sich die äussere Haut, die Bedeckung des Körpers, und das Central-Nervensystem, das Rückenmarks-Rohr, Gehirn und Sinnesorgane. Aus der darunter gelegenen Fleischschicht entwickeln sich die Muskeln oder Fleischtheile und das innere Knochengerüst, kurz die Bewegungsorgane des Körpers. In ganz ähnlicher Weise zerfällt nun nach Baer zweitens auch das untere oder vegetative Keimblatt in zwei Lamellen, die er als Gefässschicht und Schleimschicht bezeichnet. Aus der äusseren von beiden, aus der Gefässschicht, entstehen das Herz und die Blutgefässe, die Milz und die übrigen sogenannten Blutgefässdrüsen, die Nieren uud Geschlechtsdrüsen. Aus der tiefsten, vierten Schicht endlich, aus der Schleimschicht, entwickelt sich die innere ernährende Haut des Darmcanals und aller seiner Anhänge, Leber, Lunge, Speicheldrüsen u. s. w. Wie Baer die Bedeutung dieser vier secundären Keimblätter im Ganzen richtig erkannt hatte, so verfolgte er auch weiter mit grossem Scharfsinn deren Umbildung in die röhrenförmigen Fundamentalorgane. Er löste zuerst das schwierige Problem, wie sich aus dieser vierfach geschichteten, flachen, blattförmigen Keimscheibe der ganz anders gestaltete Körper des Wirbelthieres entwickelt, und zwar dadurch, dass diese Blätter zu Röhren werden. Die flachen Blätter krümmen sich in Folge bestimmter Wachsthumsverhältnisse; die Ränder der gewölbten Blätter wachsen gegen einander und nähern sich immer mehr; schliesslich verwachsen sie an den Berührungsstellen. So wird aus dem flachen Darmblatte ein hohles Darmrohr; aus dem flachen Markblatte ein hohles Nervenrohr, aus dem Hautblatte ein Hautrohr u. s. w.

Unter den zahlreichen und grossen einzelnen Verdiensten, welche sich Baer um die Ontogenie, besonders der Wirbelthiere, erwarb, ist hier zunächst die Entdeckung des menschlichen Eies hervorzuheben. Allerdings hatten schon die meisten früheren Naturforscher angenommen, dass sich der Mensch gleich den übrigen Thieren aus einem Ei entwickle. Nahm ja doch die Präformations-

Theorie an, dass alle vergangenen, gegenwärtigen und zukünftigen Generationen des Menschengeschlechts in den Eiern der Mutter Eva eingeschachtelt vorhanden gewesen seien. Aber thatsächlich blieb das wahre Ei des Menschen und der übrigen Säugethiere bis zum Jahre 1827 unbekannt. Dieses Ei ist nämlich ausserordentlich klein, ein kugeliges Bläschen von nur $^1/_{10}$ Linie oder 0,2 mm Durchmesser, welches man unter günstigen Umständen wohl mit blossen Augen als ein Pünktchen erkennen, unter ungünstigen aber nicht unterscheiden kann. Dieses Bläschen entwickelt sich im Eierstock des Weibes in eigenthümlichen, viel grösseren, kugeligen Bläschen, die man nach ihrem Entdecker GRAAF die Graaf'schen Follikel nannte und früher allgemein für die wirklichen Eier hielt. Erst im Jahre 1827 wies BAER nach, dass diese Graaf'schen Follikel nicht die wahren Eier des Menschen, sondern dass die letzteren viel kleiner und in den ersteren verborgen seien (vergl. den Schluss des XXIX. Vortrags).

BAER war ferner der Erste, der die sogenannte Keimblase der Säugethiere beobachtete, d. h. die kugelige Blase, die zunächst aus dem befruchteten Eie sich entwickelt, und deren dünne Wand aus einer einzigen Schicht von regelmässigen vieleckigen Zellen zusammengesetzt ist (vergl. Fig. 101 im XII. Vortrag). Eine andere Entdeckung BAER's, welche grosse Bedeutung für die typische Auffassung des Wirbelthier-Stammes und der charakteristischen Organisation dieser auch den Menschen umfassenden Thiergruppe erlangte, war der Nachweis des Axenstabes oder der *Chorda dorsalis.* Das ist ein langer, dünner, cylindrischer Knorpelstab, welcher durch die Längsaxe des ganzen Körpers beim Embryo aller Wirbelthiere hindurchgeht, sehr frühzeitig sich entwickelt und die erste Anlage des Rückgrats, des festen Axenskeletes der Wirbelthiere darstellt. Bei dem niedersten aller Wirbelthiere, dem merkwürdigen Lanzetthierchen (*Amphioxus*), bleibt sogar zeitlebens das ganze innere Skelet auf diese Chorda beschränkt. Aber auch beim Menschen und bei allen höheren Wirbelthieren entwickelt sich rings um diese Chorda erst nachträglich das Rückgrat und später der Schädel.

So wichtig nun auch diese und viele andere Entdeckungen BAER's für die Ontogenie der Wirbelthiere waren, so gewannen doch seine Untersuchungen vorzugsweise dadurch die grösste Bedeutung, dass er zum ersten Male die Entwickelungsgeschichte des Thierkörpers vergleichend in Angriff nahm. Allerdings waren es zunächst die Wirbelthiere (namentlich die Vögel und Fische),

deren Ontogenese Baer vorzugsweise verfolgte. Aber er beschränkte sich keineswegs auf diese allein, sondern zog auch die verschiedenen wirbellosen Thiere in den Kreis seiner Untersuchungen. Das allgemeinste Resultat dieser vergleichend-embryologischen Untersuchungen bestand darin, dass Baer vier völlig verschiedene Entwickelungsweisen, und entsprechend vier verschiedene grosse Hauptgruppen des Thierreiches annahm. Diese Hauptgruppen oder Typen sind: 1) die Wirbelthiere (*Vertebrata*); 2) die Gliederthiere (*Articulata*); 3) die Weichthiere (*Mollusca*) und 4) die niederen Thiere, welche damals alle irrthümlich als sogenannte Strahlthiere (*Radiata*) zusammengefasst wurden. George Cuvier hatte im Jahre 1812 zum ersten Male diese vier Hauptgruppen des Thierreiches unterschieden, und gezeigt, dass dieselben im ganzen inneren Bau, in der Zusammensetzung und Lagerung der Organsysteme, sehr wesentliche und typische Unterschiede besitzen; dass hingegen alle Thiere eines und desselben Typus, z. B. alle Wirbelthiere, trotz der grössten äusseren Verschiedenheit doch im inneren Bau wesentlich übereinstimmen. Baer aber führte zuerst den Nachweis, dass sich diese vier Hauptgruppen auch in völlig verschiedener Weise aus dem Ei entwickeln, und dass die Reihenfolge der embryonalen Entwickelungsformen bei allen Thieren eines Typus von Anfang an dieselbe, hingegen bei den verschiedenen Typen verschieden ist. Bis auf jene Zeit war man bei der Classification des Thierreiches stets bestrebt gewesen, alle Thiere von den niedersten bis zu den höchsten, vom Infusorium bis zum Menschen, in eine einzige zusammenhängende Formenkette zu ordnen; es galt fast allgemein der falsche Satz, dass vom niedersten Thiere bis zum höchsten nur eine einzige ununterbrochene Stufenleiter der Entwickelung vorhanden sei. Dagegen führten Cuvier und Baer den Nachweis, dass diese Anschauung grundfalsch sei, und dass vielmehr vier gänzlich verschiedene Typen der Thiere sowohl hinsichtlich des anatomischen Baues, wie der embryonalen Entwickelung unterschieden werden müssten.

In Folge dieser Entdeckung gelangte Baer weiterhin zur Aufstellung eines sehr wichtigen Gesetzes, das wir ihm zu Ehren das Baer'sche Gesetz nennen wollen, und das er selbst in folgenden Worten ausspricht: „Die Entwickelung eines Individuums einer bestimmten Thierform wird von zwei Verhältnissen bestimmt: erstens von einer fortgehenden Ausbildung des thierischen Körpers durch wachsende histologische und morphologische Sonderung; zweitens zugleich durch Fortbildung aus einer allgemeineren Form des Typus

in eine mehr besondere. Der Grad der Ausbildung des thierischen Körpers besteht in einem grösseren oder geringeren Maasse der Heterogenität der Elementartheile und der einzelnen Abschnitte eines zusammengesetzten Apparates, mit einem Worte, in der grösseren histologischen und morphologischen Sonderung (Differenzirung). Der Typus dagegen ist das Lagerungsverhältniss der organischen Elemente und der Organe. Der Typus ist von der Stufe der Ausbildung durchaus verschieden, so dass derselbe Typus in mehreren Stufen der Ausbildung bestehen kann, und umgekehrt, dieselbe Stufe der Ausbildung in mehreren Typen erreicht wird." Daraus erklärt sich die Erscheinung, dass die vollkommensten Thiere jedes Typus, z. B. die höchsten Gliederthiere und Weichthiere, viel vollkommener organisirt, d. h. viel stärker differenzirt sind, als die unvollkommensten Thiere jedes anderen Typus, z. B. die niedersten Wirbelthiere und Strahlthiere.

Dieses „BAER'sche Gesetz" hat die grösste Bedeutung für die fortschreitende Erkenntniss der thierischen Organisation gewonnen, obgleich wir erst später durch DARWIN in den Stand gesetzt wurden, seine wahre Bedeutung zu erkennen und zu würdigen. Wir wollen hier gleich die Bemerkung einfügen, dass das wahre Verständniss desselben nur durch die Descendenztheorie möglich ist, durch die Anerkennung der höchst wichtigen Rolle, welche die Vererbung und die Anpassung bei der organischen Formbildung spielen. Wie ich in meiner generellen Morphologie (Bd. II, S. 10) gezeigt habe, ist der „Typus der Entwickelung" die mechanische Folge der Vererbung; der „Grad der Ausbildung" aber ist die mechanische Folge der Anpassung. Vererbung und Anpassung sind die mechanischen Factoren der organischen Formbildung, welche erst durch DARWIN's Selectionstheorie in die Ontogenie eingeführt wurden, und durch welche wir erst zum Verständniss des BAER'schen Gesetzes gelangt sind.

Die epochemachenden Arbeiten BAER's regten ein ausserordentliches Interesse für embryologische Untersuchungen in weiteren Kreisen an. Wir sehen daher in der Folgezeit eine grosse Anzahl von Beobachtern das neu entdeckte Forschungsgebiet betreten und mit rühmlichem Fleisse durch zahlreiche einzelne Entdeckungen in kurzer Zeit bedeutend erweitern. Zunächst schlossen sich an BAER an die vortrefflichen Untersuchungen von HEINRICH RATHKE in Königsberg (gest. 1860); er hat sowohl die Entwickelungsgeschichte der Wirbellosen (Krebse, Insecten, Mollusken), als auch namentlich

diejenige der Wirbelthiere (Fische, Schildkröten, Schlangen, Crocodile) vielfach gefördert. Ueber die Keimesgeschichte der Säugethiere erhielten wir die ersten umfassenden Aufschlüsse durch die sorgfältigen Untersuchungen von WILHELM BISCHOFF in München; seine Entwickelungsgeschichte des Kaninchens (1840), des Hundes (1842), des Meerschweinchens (1852) und des Rehes (1854) bilden hier bisher die wichtigste Grundlage. Um diese Zeit nahm auch die Keimesgeschichte der wirbellosen Thiere einen bedeutenden Aufschwung; bahnbrechend wurden auf diesem dunkeln Gebiete namentlich die Untersuchungen des berühmten Berliner Zoologen JOHANNES MÜLLER über die Sternthiere oder Echinodermen; ferner diejenigen von ALBERT KÖLLIKER in Würzburg über die Dintenfische oder Cephalopoden, von SIEBOLD und von HUXLEY über Würmer und Pflanzenthiere, von FRITZ MÜLLER (Desterro) über die Crustaceen, von WEISMANN über die Insecten, u. s. w. Die Zahl der Arbeiter auf diesem Gebiete ist neuerdings sehr gewachsen und hat eine Fülle von neuen und überraschenden Entdeckungen geliefert. Doch sieht man es vielen neueren Arbeiten über Keimesgeschichte an, dass ihre Verfasser zu wenig mit der vergleichenden Anatomie vertraut sind. Zu den bedeutendsten Keimesgeschichten aus neuerer Zeit gehören unter Anderen diejenigen von A. KOWALEVSKY, E. RAY-LANKESTER, EDUARD VAN BENEDEN, E. SELENKA, C. RABL, B. HATSCHEK, F. BALFOUR, O. und R. HERTWIG etc [22]).

Ein sehr intensiver Fortschritt unserer allgemeinen Erkenntniss geschah im Jahre 1839, in welchem die Zellentheorie begründet, und damit auch für die Entwickelungsgeschichte plötzlich ein neues Gebiet der Forschung eröffnet wurde. Nachdem zuerst der berühmte Botaniker M. SCHLEIDEN in Jena 1838 mittelst des Mikroskops die Zusammensetzung jedes Pflanzenkörpers aus zahllosen elementaren Formbestandtheilen, den sogenannten Zellen, nachgewiesen hatte, wendete unmittelbar darauf ein Schüler von JOHANNES MÜLLER, THEODOR SCHWANN in Berlin, diese Entdeckung auf den Thierkörper an [23]). Er zeigte, dass auch im Leibe der verschiedensten Thiere bei mikroskopischer Untersuchung der Gewebe überall dieselben Zellen als die wahren, einfachen Bausteine des Organismus sich nachweisen lassen. Alle die mannichfaltigen Gewebe des Thierkörpers, namentlich die so sehr verschiedenen Gewebe der Nerven, Muskeln, Knochen, äusseren Haut, Schleimhaut u. s. w. sind ursprünglich aus weiter nichts zusammengesetzt als aus Zellen; und dasselbe gilt von allen verschiedenen Geweben des Pflanzenkörpers. Diese Zellen sind selbständige lebendige Wesen;

sie sind die Staatsbürger des Staates, den der ganze vielzellige Organismus darstellt. Diese höchst wichtige Erkenntniss musste natürlich auch der Entwickelungsgeschichte unmittelbar zu Gute kommen, indem sie viele neue Fragen anregte; so namentlich die Fragen: Welche Bedeutung haben denn die Zellen für die Keimblätter? Sind die Keimblätter bereits aus Zellen zusammengesetzt, und wie verhalten sie sich zu den Zellen der später erscheinenden Gewebe? Wie verhält sich das Ei zur Zellentheorie? Ist das Ei selbst eine Zelle, oder ist es aus solchen zusammengesetzt? Das waren die bedeutungsvollen Fragen, welche durch die Zellentheorie jetzt zunächst in die Embryologie eingeführt wurden.

Für die richtige Beantwortung dieser Fragen, die von vielen Forschern in sehr verschiedenem Sinne versucht wurde, sind vor allen die ausgezeichneten „Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbelthiere“ von Robert Remak in Berlin (1851) entscheidend geworden. Dieser talentvolle Naturforscher verstand es, die grossen Schwierigkeiten, welche die Schleiden-Schwann'sche Zellentheorie in ihrer ersten Fassung der Embryologie in den Weg gelegt hatte, durch eine angemessene Reform derselben zu beseitigen. Allerdings hatte schon der Berliner Anatom Carl Boguslaus Reichert einen Versuch gemacht, die Entstehung der Gewebe zu erklären. Allein dieser Versuch musste gründlich misslingen, da es diesem ausserordentlich unklaren Kopfe sowohl an jedem richtigen Verständniss der Entwickelungsgeschichte und der Zellentheorie im Allgemeinen, wie an gesunden Anschauungen vom Bau und der Entwickelung der Gewebe im Besonderen fehlte. Wie ungenau Reichert's Beobachtungen und wie falsch die daraus gezogenen Schlüsse waren, das ergiebt sich aus jeder genaueren Prüfung seiner angeblichen Entdeckungen. Beispielsweise sei hier nur angeführt, dass derselbe das ganze äussere Keimblatt, aus welchem die wichtigsten Körpertheile (Gehirn, Rückenmark, Oberhaut u. s. w.) entstehen, für eine vergängliche „Umhüllungshaut“ des Embryo erklärte, die gar nicht an der Körperbildung selbst sich betheilige. Die Anlagen der einzelnen Organe sollten grossentheils nicht aus den ursprünglichen Keimblättern, sondern unabhängig davon einzeln aus dem Eidotter entstehen und erst nachträglich zu jenen hinzutreten. Reichert's verkehrte embryologische Arbeiten wussten sich nur dadurch ein vorübergehendes Ansehen zu verschaffen, dass sie mit ungewöhnlicher Anmaassung auftraten, und die Baer'sche Keimblätter-Theorie als Irrlehre nachzuweisen behaupteten; und zwar in einer so unklaren und verworrenen Darstellung, dass eigentlich Niemand sie

recht verstehen konnte. Gerade deshalb aber fanden sie die Bewunderung manches Lesers, der hinter diesen dunkeln Orakeln und Mysterien irgend einen tiefen Weisheitskern vermuthete.

In die arge Verwirrung, welche Reichert angerichtet hatte, brachte erst Remak volles Licht, indem er in der einfachsten Weise die Entwickelung der Gewebe aufklärte. Nach seiner Auffassung ist das Ei der Thiere stets eine einfache Zelle; die Keimblätter, welche sich aus dem Ei entwickeln, sind nur aus Zellen zusammengesetzt; und diese Zellen, welche allein die Keimblätter bilden, entstehen ganz einfach durch fortgesetzte, wiederholte Theilung aus der ersten ursprünglich einfachen Eizelle. Dieselbe zerfällt zunächst in 2, dann in 4 Zellen; aus diesen 4 Zellen entstehen 8, dann 16, 32 u. s. w. Es entsteht also bei der individuellen Entwickelung jedes Thieres, ebenso wie jeder Pflanze, zunächst immer aus der einfachen Eizelle durch wiederholte Theilung derselben ein Haufen von Zellen, wie früher schon (1844) Kölliker richtig behauptet hatte. Die Zellen dieses Haufens breiten sich flächenartig aus und setzen Blätter zusammen: und jedes dieser Blätter ist ursprünglich nur aus einerlei Zellenart zusammengesetzt. Die Zellen der verschiedenen Blätter bilden sich verschieden aus, vermehren und differenziren sich; endlich erfolgt innerhalb der Blätter die weitere Sonderung (Differenzirung) und Arbeitstheilung (Ergonomie) der Zellen, aus welchen alle die verschiedenen Gewebe des Körpers hervorgehen.

Das sind die höchst einfachen Grundzüge der Histogenie oder der Lehre von der Entwickelung der Gewebe, welche zuerst von Remak und Kölliker in dieser umfassenden Weise durchgeführt wurde. Indem namentlich Remak den Antheil näher feststellte, welchen die verschiedenen Keimblätter an der Bildung der verschiedenen Gewebe und Organ-Systeme besitzen, und indem er die Theorie der Epigenesis auch auf die Zellen und die aus ihnen zusammengesetzten Gewebe anwendete, erhob er die Keimblätter-Theorie, wenigstens innerhalb des Wirbelthier-Stammes, auf eine hohe Stufe der Vollendung.

Aus den beiden Keimblättern, welche die erste einfache blattförmige Anlage des Wirbelthier-Körpers oder die sogenannte „Keimscheibe“ zusammensetzen, entstehen nach Remak zunächst dadurch drei Blätter, dass sich das untere Blatt in zwei Lamellen spaltet; diese drei Blätter haben ganz bestimmte Beziehungen zu den verschiedenen Geweben. Es entwickeln sich nämlich erstens aus dem äusseren oder oberen Blatt lediglich die Zellen, welche die äussere

Oberhaut (Epidermis) unseres Körpers sammt den dazu gehörigen Anhangsgebilden (Haaren, Nägeln u. s. w.) zusammensetzen, also die äussere Decke, welche den ganzen Körper überzieht; ausserdem entstehen aber merkwürdiger Weise aus demselben oberen Blatte noch die Zellen, aus welchen das Central-Nervensystem, Gehirn und Rückenmark sich aufbauen. Es entstehen zweitens aus dem inneren oder unteren Keimblatt bloss die Zellen, welche das Darm-Epithelium bilden, d. h. die ganze innere Auskleidung vom Darmcanal und von Allem, was daran hängt (Lunge, Leber, Bauch-Speicheldrüse u. s. w.): also die Gewebe, welche die Nahrung des thierischen Körpers aufnehmen und die Verarbeitung derselben besorgen. Endlich drittens entwickeln sich aus dem dazwischen liegenden mittleren Blatte alle übrigen Gewebe des Wirbelthierkörpers: Fleisch und Blut, Knochen und Bindegewebe u. s. w. Remak wies dann ferner nach, dass dieses mittlere Blatt, welches er motorisch-germinatives Blatt nennt, sich secundär wieder in zwei Blätter spaltet. Wir finden also zusammen wieder dieselben vier Blätter, die schon Baer angenommen hatte. Die äussere Spaltungs-Lamelle des mittleren Blattes (Baer's „Fleischschicht") nennt Remak Hautplatte (besser: Hautfaserplatte); sie bildet die äussere Leibeswand (Lederhaut, Muskeln u. s. w.). Die innere Spaltungs-Lamelle desselben (Baer's „Gefässschicht") nennt er Darmfaserplatte; sie bildet die äussere Umhüllung des Darmcanals mit dem Gekröse, dem Herzen, den Blutgefässen u. s. w.

Auf der festen Grundlage, welche Remak so für die Entwickelungsgeschichte der Gewebe, die sogenannte Histogenie, lieferte, sind in neuerer Zeit unsere Kenntnisse im Einzelnen vielfach weiter ausgebildet worden. Allerdings ist auch mehrfach der Versuch gemacht worden, Remak's Lehren theilweise zu beschränken oder auch ganz umzugestalten. Insbesondere sind der Berliner Anatom Reichert und der Leipziger Anatom Wilhelm His bemüht gewesen, in umfangreichen Arbeiten eine neue Anschauung von der Entwickelung des Wirbelthier-Körpers zu begründen, wonach die Grundlage des letzteren nicht ausschliesslich durch die beiden primären Keimblätter gebildet wird. Indessen sind diese Arbeiten so sehr ohne die unentbehrliche Kenntniss der vergleichenden Anatomie, ohne tieferes Verständniss der Ontogenesis und ohne jede Rücksicht auf die Phylogenesis ausgeführt, dass sie nur einen vorübergehenden Erfolg haben konnten. Nur durch den gänzlichen Mangel an Kritik und an Verständniss der eigentlichen Aufgaben der Entwickelungsgeschichte lässt es sich erklären, dass die wunder-

lichen Einfälle von Reichert und His eine Zeit lang von Vielen als grosse Fortschritte angestaunt werden konnten.

Im Jahre 1868 veröffentlichte Wilhelm His seine umfangreichen „Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes", eines der sonderbarsten Erzeugnisse der ganzen ontogenetischen Litteratur. Indem der Verfasser glaubt, durch die genaueste Beschreibung der Keimesgeschichte des Hühnchens allein, ohne jede Rücksicht auf vergleichende Anatomie und Phylogenie, zu einer „mechanischen" Entwickelungs-Theorie gelangen zu können, geräth er auf Irrwege, die in der gesammten, an solchen doch leider nicht armen, biologischen Litteratur ihres Gleichen suchen. Als Endresultat seiner mühsäligen Untersuchungen verkündet His, „dass ein verhältnissmässig einfaches Wachsthumsgesetz das einzig Wesentliche bei der ersten Entwickelung ist. Alle Formung, bestehe sie in Blätterspaltung, in Faltenbildung oder in vollständiger Abgliederung, geht als eine Folge aus jenem Grundgesetz hervor." Leider sagt uns der Autor nur nicht, worin dieses allumfassende „Wachsthumsgesetz" denn eigentlich besteht; ebenso wenig als andere Gegner der Selections-Theorie, die an deren Stelle ein grosses „Entwickelungsgesetz" annehmen, uns von der Natur desselben irgend etwas zu sagen wissen. Hingegen lässt sich aus dem Studium der ontogenetischen Arbeiten von His bald erkennen, dass in seiner Vorstellung die bildende „Mutter Natur" weiter Nichts als eine geschickte Kleidermacherin ist. Durch verschiedenartiges Zuschneiden der Keimblätter, Krümmen und Falten, Zerren und Spalten derselben gelingt es der genialen Schneiderin leicht, alle die mannichfaltigen Formen der Thierarten durch „Entwickelung" (!) zu Stande zu bringen. Vor Allem spielen die Krümmungen und Faltungen in dieser Schneider-Theorie die wichtigste Rolle. „Nicht nur die Abgrenzung von Kopf und Rumpf, von rechts und links, von Stamm und Peripherie, nein, auch die Anlage der Gliedmaassen, sowie die Gliederung des Gehirns, der Sinnesorgane, der primitiven Wirbelsäule, des Herzens und der zuerst auftretenden Eingeweide lassen sich mit zwingender Nothwendigkeit als mechanische Folgen der ersten Faltenentwickelung demonstriren!" Am possirlichsten ist, wie die Schneiderin bei Fabrication der zwei Paar Gliedmaassen verfährt: „Ihre Anlage wird, den vier Ecken eines Briefes ähnlich, durch die Kreuzung von vier, den Körper umgrenzenden Falten bestimmt." Doch wird diese herrliche „Briefcouvert-Theorie" der Wirbelthier-Beine noch übertroffen durch die „Höllenlappen-Theorie", welche

His von der Entstehung der rudimentären Organe giebt; „Organe, denen (wie der Hypophysis und der Schilddrüse) bis jetzt keine physiologische Rolle sich hat zutheilen lassen: es sind embryonale Residuen, den Abfällen vergleichbar, welche beim Zuschneiden eines Kleides auch bei der sparsamsten Verwendung des Stoffes sich nicht völlig vermeiden lassen" (!). Hier wirft also die schneidernde Natur die überflüssigen Gewebslappen einfach hinter den Ofen, in die „Hölle"! Hätten unsere schädellosen Ahnen in der Silurzeit von solchen Verstandes-Verirrungen ihrer grübelnden Menschen-Epigonen eine Ahnung gehabt, sie hätten gewiss lieber auf den Besitz der Flimmerrinne am Kiemenkorbe ganz verzichtet, statt sie auf den heutigen Amphioxus zu vererben und als letzten Rest derselben uns das werthlose Geschenk der Schilddrüse zu hinterlassen (pathologisch vergrössert der hässliche Kropf).

Die weitaus wichtigste und umfassendste unter den eigenthümlichen ontogenetischen Theorien von His ist seine berühmte Parablasten-Theorie. Danach ist der Körper des Menschen und aller anderen Wirbelthiere ursprünglich aus zwei verschiedenen Organismen zusammengesetzt, entstanden aus zwei völlig getrennten Keim-Anlagen, Hauptkeim und Nebenkeim. Nur der Hauptkeim oder Archiblast entsteht aus der befruchteten Eizelle und wird von den beiden primären Keimblättern gebildet, die aus deren wiederholter Theilung hervorgehen. Dagegen der Nebenkeim oder Parablast entwickelt sich nicht aus den letzteren, sondern aus Bestandtheilen des weissen Nahrungsdotters; die Zellen, welche denselben zusammensetzen, sind Abkömmlinge von Follikel-Zellen der Membrana granulosa und aus dem Eierstock des Weibes in den Dotter von aussen eingewandert. Der Parablast ist also eine „rein mütterliche Mitgift", während der Archiblast allein als Product der befruchteten Eizelle von beiden Eltern stammt und deren Eigenschaften auf das Kind erblich überträgt. Aus dem mütterlichen Nebenkeim entwickeln sich parthenogenetisch die Gewebe des Blutsystems und die Bindesubstanzen (Knorpel, Knochen u. s. w.); während aus dem geschlechtlich erzeugten Hauptkeim alle übrigen Gewebe des Vertebraten-Körpers entstehen (Nerven, Muskeln, Epithelien, Drüsen u. s. w.). Beide Keime sind ursprünglich völlig selbständig, „scharf getrennt sowohl in genetischer Hinsicht, als in histologischer und physiologischer". Der Organismus der Wirbelthiere ist demnach ein Doppelwesen, entstanden durch Symbiose, durch nachträgliche Verwachsung von zwei ursprünglich

völlig getrennten Thieren. Wie jede Flechte aus zwei völlig verschiedenen Pflanzen sich zusammensetzt, aus einem Pilz und einer Alge, so ist nach His jedes Wirbelthier zusammengesetzt aus zwei völlig verschiedenen Thieren, aus einem Archiblasten und einem Parablasten. Welche weitreichenden allgemeinen Folgerungen sich aus dieser Symbiose der Wirbelthiere ergeben, habe ich in meiner Schrift über „Ursprung und Entwickelung der thierischen Gewebe" gezeigt (1884, S. 22).

Die Parablasten-Theorie sowohl als die übrigen ontogenetischen Theorien von His erregten bei ihrer Publication grosses Aufsehen und haben seit 25 Jahren eine grosse Anzahl von Schriften hervorgerufen. His gab an, die complicirtesten Vorgänge der organischen Körperbildung (wie z. B. die Gehirn-Entwickelung) in der einfachsten Weise mechanisch erklären und als unmittelbare Folgen aus einfachen physikalischen Processen (z. B. ungleichen Spannungs-Verhältnissen einer elastischen Platte) ableiten zu können. Nun ist ja bekanntlich eine mechanische oder monistische Erklärung, d. h. die Zurückführung aller Natur-Erscheinungen auf physikalische und chemische Processe, in der That das Endziel der heutigen Naturwissenschaft, und dieses Ziel würde erreicht sein, wenn es gelingen würde, diese Processe in mathematische Formeln zu bringen. His hat es daher auch in seinen ontogenetischen Arbeiten nicht an Zählungen und Messungen fehlen lassen und durch Zugabe mathematischer Tabellen den Anschein „exacter" Gelehrsamkeit erweckt. Nur Schade, dass dieselben völlig werthlos sind und zum wirklichen Verständniss der „exact" behandelten Keimungs-Vorgänge nicht das Geringste beitragen. Im Gegentheil versperren sie den einzig wahren Weg der Erklärung, indem sie die phylogenetische Methode ausschliessen; diese soll ein „weiter Umweg" sein, „dessen die ontogenetischen Thatsachen („als unmittelbare Folgen physiologischer Entwickelungs-Principien") zu ihrer Erklärung gar nicht bedürfen". Was His als einen einfachen physikalischen Process betrachtet, z. B. die Faltenbildung der Keimblätter (bei Entstehung des Medullarrohrs, des Darmrohrs u. s. w.), ist in Wahrheit das unmittelbare Ergebniss der Wachsthums-Verhältnisse der einzelnen Zellen, welche jene Organ-Anlagen zusammensetzen; diese Verhältnisse selbst aber sind von den Eltern und Voreltern durch Vererbung übertragen, und nur die erbliche Wiederholung von zahllosen phylogenetischen Veränderungen, welche in der Stammesgeschichte jener Vorfahren während ungezählter Jahrtausende sich abgespielt haben.

Natürlich ist ursprünglich jede dieser historischen Veränderungen selbst wieder durch Anpassung bedingt, also physiologisch auf mechanische Ursachen zurückzuführen. Leider fehlt uns nur jede Möglichkeit, dieselben direct zu untersuchen. Nur durch phylogenetische Hypothesen können wir uns eine ungefähre Vorstellung von den historischen Ereignissen dieser längst vergangenen Stammesgeschichte erwerben. Ich habe den Gegensatz dieser phylogenetischen Theorien zu jenen künstlichen, pseudo-mechanischen oder tektogenetischen Hypothesen von His ausführlich begründet in meiner Schrift über „Ziele und Wege der heutigen Entwickelungsgeschichte“ (1875). Zugleich habe ich hier auch eine Kritik der sonderbaren Entwickelungs-Theorien gegeben, welche Alexander Goette in seiner umfangreichen Entwickelungsgeschichte der Unke (1875) aufgestellt hat, sowie der theosophischen und mystischen Ansichten von Louis Agassiz. In anderen Wissenschaften sind ähnliche Verirrungen heutzutage kaum noch möglich. In der Entwickelungsgeschichte erklärt sich ihr Vorkommen einestheils aus der grossen Schwierigkeit der höchst verwickelten Aufgabe, anderntheils aus der ungenügenden philosophischen Bildung, welche viele neuere Arbeiter auf diesem Gebiete besitzen. Uebrigens ist zu bemerken, dass die pseudo-mechanische Methode von His (ebenso wie die ganz verschiedene von Goette) zwar vielfach bewundert, aber von keinem einzigen Forscher weiter ausgebildet oder praktisch angewendet worden ist. Irgend welche brauchbare Resultate sind damit nicht erzielt worden.

Alle guten neueren Untersuchungen über die Ontogenese der Thiere haben nur zu einer Befestigung und weiteren Ausbildung der Keimblätter-Theorie im Sinne von Baer und Remak geführt. Als der wichtigste Fortschritt in dieser Beziehung ist hervorzuheben, dass neuerdings dieselben beiden primären Keimblätter, aus denen sich der Leib aller Wirbelthiere (mit Inbegriff des Menschen) aufbaut, auch bei allen wirbellosen Thieren (mit einziger Ausnahme der niedersten Gruppe, der einzelligen Urthiere oder Protozoen) nachgewiesen worden sind. Schon im Jahre 1849 hatte der ausgezeichnete englische Naturforscher Huxley dieselben bei den Medusen entdeckt. Er hob hervor, dass die beiden Zellenschichten, aus welchen sich der Körper dieser Pflanzenthiere entwickelt, sowohl in morphologischer als in physiologischer Beziehung den beiden ursprünglichen Keimblättern der Wirbelthiere entsprechen. Das äussere Keimblatt, aus welchem sich die äussere Haut und das Fleisch entwickelt, nannte dann Allman (1853) Ectoderm oder „Aussenblatt“;

das innere Keimblatt, welches die Organe der Ernährung und Fortpflanzung bildet, Entoderm oder „Innenblatt". Im Jahre 1867 und in den folgenden Jahren wurde sodann die weite Verbreitung derselben beiden Keimblätter in verschiedenen Gruppen der wirbellosen Thiere nachgewiesen. Namentlich fand sie der unermüdliche russische Zoologe KOWALEVSKY bei den verschiedensten Abtheilungen der Wirbellosen wieder, bei den Würmern, Mantelthieren, Sternthieren, Weichthieren, Gliederthieren u. s. w.

Ich selbst habe in meiner 1872 erschienenen Monographie der Kalkschwämme den Nachweis geführt, dass dieselben beiden primären Keimblätter auch dem Körper der Schwämme oder Spongien zu Grunde liegen, und dass dieselben durch alle verschiedenen Thierklassen hindurch, von den Schwämmen bis zum Menschen hinauf, als gleichwerthig oder homolog anzusehen sind. Diese Homologie der beiden primären Keimblätter erstreckt sich auf sämmtliche Metazoen oder „gewebebildenden Thiere", d. h. auf das ganze Thierreich, mit einziger Ausnahme der niedersten Hauptabtheilung, der einzelligen Urthiere oder Protozoen. Diese niedrig organisirten Thiere bringen es überhaupt noch nicht zur Bildung von Keimblättern, und in Folge dessen auch nicht zur Ausbildung von wahren Geweben. Vielmehr besteht der ganze Körper der Urthiere entweder bloss aus einer einzigen Zelle (wie bei den Amoeben und Infusorien), oder aus einem losen Aggregate von wenig differenzirten Zellen, oder er erreicht noch nicht einmal den Formwerth einer Zelle (wie bei den Moneren). Bei allen übrigen Thieren aber entstehen aus der Eizelle zunächst immer zwei primäre Keimblätter, das äussere, animale Keimblatt (Exoderm, Epiblast oder Ectoblast), und das innere, vegetale Keimblatt (Entoderm, Hypoblast oder Endoblast); aus diesen erst entstehen die verschiedenen Gewebe und Organe. Das erste und älteste Organ aller dieser Metazoen ist der Urdarm (*Progaster*) und seine Oeffnung der Urmund (*Prostoma*). Die charakteristische gemeinsame Keimform aller Metazoen, welche diese einfachste Bildung des zweiblättrigen Thierkörpers vorübergehend zeigt, ist die Gastrula; sie ist aufzufassen als die erbliche Wiederholung einer uralten gemeinsamen Stammform der Metazoen, der Gastraea. Das gilt ebenso von den Schwämmen und den übrigen Pflanzenthieren, wie von den Würmern; es gilt ebenso von den Weichthieren, Sternthieren und Gliederthieren, wie von den Wirbelthieren. Alle diese Thiere kann man unter der Bezeichnung Darmthiere

oder Metazoen zusammenfassen, im Gegensatze zu den stets darmlosen Urthieren oder Protozoen.

Die wichtigen Folgerungen, welche sich aus dieser Auffassung für die Morphologie und Systematik der Thiere ergeben, habe ich in meinen Studien zur Gastraea-Theorie (1873) weiter ausgeführt[24]. Das Reich der Metazoen theilte ich daselbst in zwei Hauptgruppen, in niedere und höhere Darmthiere. Zu den ersteren gehören die Coelenterien oder *Coelenterata* (auch Zoophyten oder Niederthiere genannt). Bei den niederen Formen dieser Hauptgruppe besteht der ganze Körper zeitlebens bloss aus den beiden primären Keimblättern, mit bald mehr, bald weniger differenzirten Zellen; das ist der Fall bei den Gastraeaden, den einfachsten Schwämmen (Protospongien), den Hydropolypen und niederen Medusen. Bei den höheren Formen der Coelenterien hingegen (den Korallen, höheren Medusen, Ctenophoren und Platoden) entwickelt sich zwischen jenen beiden Grenzblättern ein Mittelblatt oder Mesoderm von oft bedeutendem Umfang; es fehlt aber noch Blut und Leibeshöhle.

Die zweite Hauptgruppe der Metazoen bezeichnete ich als Coelomarien oder *Bilaterata* (zweiseitige Oberthiere oder Bilaterien). Sie besitzen allgemein eine Leibeshöhle (*Coeloma*) und meistens auch Blut und Blutgefässe. Es gehören dahin die sechs höheren Stämme des Thierreichs, die Helminthen und die aus diesen hervorgegangenen Weichthiere, Sternthiere, Gliederthiere, Mantelthiere und Wirbelthiere. Bei allen diesen Bilaterien baut sich der zweiseitige oder bilaterale Körper aus vier secundären Keimblättern auf, von denen die beiden inneren die Darmwand, die beiden äusseren die Leibeswand zusammensetzen. Zwischen beiden Blätterpaaren liegt die weite Leibeshöhle (*Coeloma*).

Obwohl ich in meinen Studien zur Gastraea-Theorie die grosse morphologische Bedeutung der Leibeshöhle besonders betonte und die Bedeutung der vier secundären Keimblätter für die Organisation aller Coelomarien nachzuweisen mich bemühte, vermochte ich doch die schwierige Frage über die Art ihrer Entstehung nicht befriedigend zu lösen. Dies gelang erst acht Jahre später den sorgfältigen und ausgedehnten vergleichenden Untersuchungen der Gebrüder Oscar und Richard Hertwig. In ihrer gedankenreichen „Coelom-Theorie", Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes (1881), wiesen sie nach, dass bei der grossen Mehrzahl der Metazoen, und namentlich bei allen Wirbelthieren, die Leibeshöhle in gleicher Weise entsteht, durch Einstülpung von ein paar

Entoderm-Säcken. Diese paarigen Coelom-Taschen wachsen vom Urmunde der Gastrula aus zwischen ihre beiden primären Keimblätter hinein. Die innere Lamelle der zweiblätterigen Coelom-Taschen (Visceral-Blatt) legt sich an das Entoderm an; ihre äussere Lamelle hingegen (Parietal-Blatt) verbindet sich mit dem Exoderm. So entsteht innen die zweiblättrige Darmwand, aussen die zweiblättrige Leibeswand; zwischen beiden bleibt der Hohlraum des Coeloms, durch Verschmelzung des rechten und linken Coelomsackes gebildet[25]).

Die zahlreichen neuen Gesichtspunkte und allgemeinen Auffassungen, welche aus meiner Gastraea-Theorie und aus der Coelom-Theorie von Hertwig sich ergaben, riefen eine grosse Anzahl von Schriften über die Blätter-Theorie hervor. Die grosse Mehrzahl derselben war anfangs auf ihre Widerlegung, später auf ihre Bestätigung gerichtet. In den letzten Jahren sind die Grundzüge beider Theorien von den competentesten Naturforschern fast allgemein angenommen worden, so dass dadurch eine erfreuliche Klarheit in diesem früher so dunkeln und widerspruchsreichen Gebiete gewonnen ist. Diese Lösung der grossen ontogenetischen Streitfragen ist um so werthvoller, als damit zugleich die Ueberzeugung von der Nothwendigkeit ihrer phylogenetischen Beurtheilung und Erklärung sich Bahn gebrochen hat.

Das Interesse und die Theilnahme an ontogenetischen Untersuchungen ist durch diese Anerkennung und Verwerthung der phylogenetischen Methoden im Laufe der letzten zwanzig Jahre ausserordentlich gewachsen. Hunderte von fleissigen und talentvollen Beobachtern sind jetzt mit dem Ausbau der vergleichenden Keimesgeschichte und ihrer Verwerthung für die Stammesgeschichte beschäftigt, während deren Zahl vor wenigen Decennien kaum einige Dutzend betrug. Es würde viel zu weit führen, wollte ich in dieser kurzen historischen Uebersicht auch nur die wichtigsten unter den zahllosen werthvollen Schriften anführen, durch welche seitdem die ontogenetische Litteratur bebereichert worden ist. Verzeichnisse derselben finden sich in den neueren Lehrbüchern der Entwickelungsgeschichte von Kölliker, Balfour, Hertwig, Korschelt und Heider (vergl. S. 40).

Die „Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere" von Albert Kölliker, deren erste Auflage vor dreissig Jahren (1861) erschien, hatte damals das grosse Verdienst, in übersichtlicher Form die zerstreuten embryologischen Kenntnisse zu sammeln und auf Grund der Zellentheorie, sowie der Remak'schen

Keimblätter-Theorie einheitlich darzustellen. Leider ist der verdienstvolle Würzburger Anatom, dem die vergleichende Anatomie, Histologie und Ontogenie so viele werthvolle Arbeiten verdankt, ein Gegner der Descendenz-Theorie im Allgemeinen und des Darwinismus im Besonderen. Er hat daher auch in der neuesten Auflage jenes Werkes (1884) die von mir durchgeführte phylogenetische Deutung der ontogenetischen Erscheinungen zurückgewiesen und die Gastraea-Theorie verworfen. Hingegen schreibt KÖLLIKER (wenn auch in neuester Zeit in beschränkterem Maasse) den entgegengesetzten tectogenetischen Theorien von HIS die grösste Bedeutung zu und hat durch seine hohe Autorität zu deren Anerkennung sehr viel beigetragen [26].

Ganz auf dem phylogenetischen Standpunkte stehen dagegen die anderen, vorher angeführten Lehrbücher der Keimesgeschichte. FRANCIS BALFOUR hat in seinem „Handbuch der vergleichenden Embryologie" (1880) die sehr zerstreute und umfangreiche Litteratur sorgfältig zusammengestellt und kritisch verwerthet; zugleich hat er der Gastraea-Theorie dadurch eine breitere Basis gegeben, dass er in allen einzelnen Hauptgruppen des Thierreichs die Entstehung der Organ-Systeme aus den Keimblättern vergleichend darstellt und die von mir aufgestellten Principien eingehender empirisch begründet. Wie erstaunlich sich im letzten Decennium die Forschungen auf diesem Gebiete ausgedehnt haben, zeigt eine Vergleichung jenes Werkes mit dem vortrefflichen, kürzlich erschienenen Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Thiere von KORSCHELT und HEIDER (1890). Für diejenigen Leser der Anthropogenie, welche durch die nachfolgenden Vorträge über Keimesgeschichte des Menschen zu eingehenderen Studien darüber angeregt werden sollten, ist vor Allem zu empfehlen das inhaltreiche „Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere" von OSCAR HERTWIG (III. Aufl., 1890). Der Leser findet darin eine sehr klare und ausführliche Darstellung der wundervollen Keimungs-Vorgänge, von denen ich in der nachfolgenden Darstellung nur eine kurze allgemeine Uebersicht geben kann.

Vierter Vortrag.

Die ältere Stammesgeschichte.

„Es würde leicht sein, zu zeigen, dass die Organisations-Charaktere des Menschen, deren man sich bedient, um aus dem Menschengeschlecht und seinen Rassen eine besondere Familie zu bilden, alle das Product von alten Abänderungen in seinen Handlungen und von Gewohnheiten sind, welche er angenommen hat und welche den Individuen seiner Art eigenthümlich geworden sind. Indem die vollkommenste Rasse der Affen durch die Umstände gezwungen wurde, sich an den aufrechten Gang zu gewöhnen, gelangte sie zur Herrschaft über die anderen Thierrassen. In Folge dieser absoluten Herrschaft und ihrer neuen Bedürfnisse änderte sie ihre Lebensgewohnheiten und erwarb stufenweise Veränderungen ihrer Organisation und zahlreiche neue Eigenschaften; vor allen die bewunderungswürdige Fähigkeit zu sprechen."

Jean Lamarck (1809).

Begriff der Art oder Species. Abstammungslehre oder Descendenz-Theorie. Umbildungslehre oder Transformismus. Immanuel Kant's Kosmogenie. Mechanismus und Teleologie. Jean Lamarck (1809). Wolfgang Goethe (1780—1832).

Inhalt des vierten Vortrages.

Die Stammesgeschichte vor Darwin. Die Entstehung der Arten. Carl Linné stellt den Begriff der Art oder Species auf und schliesst sich an die biblische Schöpfungsgeschichte des Moses an. Die Sintfluth. Die Paläontologie. Die Katastrophen-Theorie von George Cuvier. Wiederholte Revolutionen des Erdballs und Neuschöpfungen. Lyell's Continuitäts-Theorie. Die natürlichen Ursachen der beständigen Umbildung der Erde. Uebernatürliche Entstehung der Organismen. Dualistische Naturphilosophie von Immanuel Kant. Monistische Naturphilosophie von Jean Lamarck. Seine Lebensverhältnisse. Seine „Philosophie zoologique". Die erste wissenschaftliche Darstellung der Abstammungslehre. Umbildung der Organe durch Uebung und Gewohnheit, verbunden mit Vererbung. Anwendung der Theorie auf den Menschen. Die Abstammung des Menschen vom Affen Wolfgang Goethe. Seine naturwissenschaftlichen Studien. Seine Morphologie. Seine Studien über Bildung und Umbildung organischer Naturen. Goethe's Theorie von dem Specificationstrieb (Vererbung) und der Metamorphose (Anpassung).

Litteratur:

Jean Lamarck, 1809. *Philosophie Zoologique* (*II Aufl.* 1873. *Deutsche Uebersetzung von Arnold Lang*, 1879).

Wolfgang Goethe, 1780—1832. *Bildung und Umbildung organischer Naturen etc.*

Reinhold Treviranus. 1802. *Biologie.*

Lorenz Oken, 1809 *Naturphilosophie.*

Fritz Schultze, 1875. *Kant und Darwin Ein Beitrag zur Geschichte der Entwickelungslehre.*

Ernst Haeckel, 1882. *Die Naturanschauung von Darwin, Goethe und Lamarck*

Arnold Lang, 1889 *Zur Charakteristik der Forschungswege von Lamarck und Darwin*

IV.

Meine Herren!

Die individuelle Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Thiere, deren Geschichte wir in den letzten beiden Vorträgen überblickt haben, war bis vor dreissig Jahren eine vorwiegend descriptive Wissenschaft. Die älteren Forschungen auf diesem Gebiete waren vor Allem bemüht, durch sorgfältige Beobachtungen die wunderbaren Thatsachen festzustellen, welche bei der Entwickelung des Thierkörpers aus der Eizelle auftreten. Hingegen hat man es bis vor dreissig Jahren nicht gewagt, die Frage nach den eigentlichen Ursachen dieser merkwürdigen Erscheinungen aufzuwerfen. Während eines vollen Jahrhunderts, vom Jahre 1759, wo WOLFF's grundlegende *Theoria generationis* erschien, bis zum Jahre 1859, wo DARWIN sein berühmtes Buch „über die Entstehung der Arten" veröffentlichte, blieben die eigentlichen Gründe der Keimes-Entwickelung völlig verborgen Während dieser hundert Jahre hat Niemand ernstlich daran gedacht, die wahren Ursachen der Formveränderungen, welche bei der Entwickelung jedes thierischen Organismus auftreten, in's Auge zu fassen. Vielmehr galt diese Aufgabe für so schwierig, dass sie die Kräfte der menschlichen Erkenntniss überhaupt zu übersteigen schien. Erst CHARLES DARWIN war es vorbehalten, uns in die Kenntniss dieser wahren Ursachen einzuführen. In diesem Umstande liegt für uns die Veranlassung, diesen genialen Naturforscher, der überhaupt auf dem ganzen Gebiete der Biologie eine vollständige Umwälzung hervorgerufen hat, auch auf dem Gebiete der Ontogenie als den Begründer einer neuen Periode zu bezeichnen. Allerdings hat DARWIN selbst sich mit embryologischen Untersuchungen nicht eingehend beschäftigt und auch in seinem berühmten Hauptwerke die Erscheinungen der individuellen Entwickelung nur beiläufig berührt; allein er hat durch seine Reform der Descendenztheorie und durch die Aufstellung der von ihm sogenannten Selectionstheorie uns die Mittel an die Hand ge-

geben, die Ursachen der Formenentwickelung zu erkennen. Darin liegt nach meiner Auffassung vorzugsweise die ausserordentliche Bedeutung, welche dieser grosse Naturforscher für das gesammte Gebiet der Entwickelungsgeschichte besitzt.

Indem wir nun jetzt einen Blick auf diese jüngste Periode ontogenetischer Forschung werfen, treten wir damit zugleich in den zweiten Theil der organischen Entwickelungsgeschichte ein, in die Stammesgeschichte oder Phylogenie. Schon im ersten Vortrage habe ich auf den ausserordentlich wichtigen und innigen causalen Zusammenhang hingewiesen, welcher zwischen beiden Hauptzweigen der Entwickelungsgeschichte existirt, zwischen der Entwickelungsgeschichte des Individuums und derjenigen aller seiner Vorfahren. Wir haben diesen Zusammenhang in dem biogenetischen Grundgesetze ausgedrückt: die kurze Ontogenese oder die Entwickelung des Individuums ist eine schnelle und zusammengezogene Wiederholung, eine gedrängte Recapitulation der langen Phylogenese oder der Entwickelung der Art (Species). In diesem Satze liegt eigentlich alles Wesentliche eingeschlossen, was die Ursachen der Entwickelung betrifft, und diesen Satz werden wir im Verlaufe dieser Vorträge überall zu begründen, seine Wahrheit durch Anführung thatsächlicher Beweise überall zu stützen suchen. Mit Beziehung auf seine ursächliche oder causale Bedeutung können wir den Inhalt des biogenetischen Grundgesetzes vielleicht noch besser so ausdrücken: „Die Entwickelung der Arten (Species) und der Stämme (Phylen) enthält in den Functionen der Vererbung und Anpassung die bedingenden Ursachen, auf denen die Entwickelung der organischen Individuen beruht“; oder ganz kurz: „Die Phylogenesis ist die mechanische Ursache der Ontogenesis“.

Dass wir jetzt im Stande sind, diese früher für ganz unzugänglich gehaltenen Ursachen der individuellen Entwickelung zu verfolgen und in ihrem Wesen zu erkennen, das verdanken wir Darwin, und deshalb bezeichnen wir mit seinem Namen eine neue Periode der Entwickelungsgeschichte. Bevor wir aber die grosse Erkenntnissthat betrachten, durch welche uns Darwin den Weg zum Verständniss der Entwickelungs-Ursachen eröffnet hat, müssen wir einen flüchtigen Blick auf die Bestrebungen werfen, welche frühere Naturforscher auf dasselbe Ziel gerichtet hatten. Der historische Ueberblick über diese Bestrebungen wird noch kürzer ausfallen, als derjenige über die Arbeiten auf dem Gebiete der Ontogenie. Eigentlich sind nur sehr wenige Namen hier zu nennen. An der Spitze steht der grosse fran-

zösische Naturforscher JEAN LAMARCK, welcher im Jahre 1809 zum ersten Male die sogenannte Descendenztheorie oder Abstammungslehre als wissenschaftliche Theorie begründete. Aber schon vorher hatten unser bedeutendster Philosoph, KANT, und unser grösster Dichter, GOETHE, mit ähnlichen Ideen sich getragen. Doch blieben ihre bezüglichen Vorstellungen im vorigen Jahrhundert fast unbemerkt. Erst die „Naturphilosophie“, im Anfange unseres Jahrhunderts, ging darauf ein. In der ganzen früheren Zeit hat man die Frage nach der Entstehung der Arten, in der die Stammesgeschichte eigentlich gipfelt, überhaupt niemals ernstlich aufzuwerfen gewagt; sie galt fast allgemein für ein unlösbares Räthsel.

Die ganze Phylogenie des Menschen sowohl als auch der übrigen Thiere hängt auf das Innigste mit der Frage von der Natur der Arten oder Species zusammen, mit dem Problem, wie die einzelnen Thier-Formen, die wir im Systeme als Species unterscheiden, entstanden sind. Der Begriff der Art oder Species tritt hierbei in den Vordergrund. Bekanntlich wurde dieser Begriff von LINNÉ aufgestellt, der 1735 in seinem berühmten „Systema naturae“ zum ersten Male eine genaue Unterscheidung und Benennung der Thier- und Pflanzenarten versuchte und ein geordnetes Verzeichniss der damals bekannten Arten aufstellte. Seitdem blieb die „Species“ in der „beschreibenden Naturgeschichte“, in der systematischen Zoologie und Botanik, der wichtigste und unentbehrlichste Collectiv-Begriff, obgleich unaufhörliche Streitigkeiten über die eigentliche Bedeutung desselben geführt wurden.

Was ist denn eigentlich diese „organische Art oder Species“? LINNÉ selbst machte sich darüber keine klaren wissenschaftlichen Vorstellungen. Vielmehr stützte er sich auf die mythologischen Anschauungen, welche der herrschende Kirchenglaube auf Grund der mosaischen Schöpfungsgeschichte darüber eingeführt hatte und welche bis heute in ziemlich allgemeiner Geltung geblieben sind. Ja, er knüpfte sogar unmittelbar an die mosaische Schöpfungsgeschichte an; wie es dort geschrieben steht, nahm er an, dass von jeder Thier- und Pflanzenart ursprünglich nur ein Paar geschaffen sei, wie es bei Moses heisst: „ein Männlein und ein Fräulein“; die sämmtlichen Individuen jeder Art seien die Nachkommen dieses zuerst am sechsten Schöpfungstage geschaffenen Urpaares. Für diejenigen Organismen, welche Zwitter oder Hermaphroditen sind, d. h. beiderlei Geschlechtsorgane in ihrem Körper vereinigt tragen, war es nach LINNÉ's Ansicht genügend, dass nur ein einziges Individuum geschaffen sei, da ein solches die Fähigkeit zur Fort-

pflanzung der Art bereits vollständig besessen habe. Bei der weiteren Ausbildung dieser mythologischen Vorstellungen schloss sich LINNÉ auch darin noch an Moses an, dass er die sogenannte „Sintfluth" und den damit zusammenhängenden Mythus von der Arche Noah für die Chorologie der Organismen, d. h. für die Lehre von der geographischen und topographischen Verbreitung der Thier- und Pflanzen-Arten verwerthete. Mit Moses nahm er an, dass damals durch eine grosse allgemeine Ueberschwemmung der Erde alle Pflanzen, Thiere und Menschen zu Grunde gegangen seien; nur je ein Paar wäre für die Erhaltung der Arten gerettet, in der Arche Noah aufbewahrt und nach beendigter Sintfluth auf dem Berge Ararat an das Land gesetzt worden. Der Berg Ararat schien ihm für diese Landung deshalb besonders geeignet, weil er in einem warmen Klima sich bis über 16000 Fuss Höhe erhebt, und also in seinen Höhenzonen die verschiedenen Klimate besitzt, die für die Erhaltung der verschiedenen Thierarten nothwendig waren. Die an ein kaltes Klima gewöhnten Thiere konnten auf die Höhe des Berges hinaufsteigen, die an ein warmes Klima gewöhnten an den Fuss hinabgehen und die Bewohner der gemässigten Zone auf der Mitte des Berges sich aufhalten; von hier aus konnte auf's Neue die Ausbreitung der verschiedenen Thier- und Pflanzenarten über die Erdoberfläche stattfinden [25]).

Von einer wissenschaftlichen Ausbildung der Schöpfungsgeschichte konnte zu LINNÉ's Zeit schon deshalb keine Rede sein, weil eine ihrer wichtigsten Grundlagen, die Petrefactenkunde oder Paläontologie, damals noch gar nicht existirte. Nun hängt aber gerade die Lehre von den Versteinerungen, von den übrig gebliebenen Resten der ausgestorbenen Thier- und Pflanzen-Arten, auf das Engste mit der ganzen Schöpfungsgeschichte zusammen. Die Frage, wie die heute lebenden Thier- und Pflanzen-Arten entstanden sind, ist ohne Rücksicht auf jene nicht zu lösen. Allein die Kenntniss dieser Versteinerungen fällt in viel spätere Zeit, und als den eigentlichen Begründer der wissenschaftlichen Paläontologie können wir erst GEORGE CUVIER nennen, den bedeutendsten Zoologen, der nächst LINNÉ das Thiersystem bearbeitete und im Beginne unseres Jahrhunderts eine vollständige Reform der systematischen Zoologie herbeiführte. Der Einfluss dieses berühmten Naturforschers, welcher vorzugsweise in den ersten drei Decennien unseres Jahrhunderts eine ausserordentlich fruchtbare Wirksamkeit entfaltete, war so gross, dass er fast in allen Theilen der wissenschaftlichen Zoologie, namentlich aber in der Systematik, in der

vergleichenden Anatomie und in der Versteinerungskunde, neue Bahnen eröffnete. Es ist deshalb von Wichtigkeit, die Anschauungen in's Auge zu fassen, welche sich Cuvier vom Wesen der Art bildete. In dieser Beziehung schloss er sich an Linné und die mosaische Schöpfungsgeschichte an, obgleich ihm der Anschluss durch seine Kenntniss der versteinerten Thierformen sehr erschwert wurde. Er zeigte zum ersten Male in klarer Weise, dass auf unserem Erdballe eine Anzahl von ganz verschiedenen Bevölkerungen gelebt habe. Er zeigte ferner, dass wir mehrere verschiedene Hauptabschnitte in der Erdgeschichte unterscheiden müssen, deren jeder eine ganz eigenthümliche, nur ihm zukommende Bevölkerung von Thieren und Pflanzen aufzweisen hat.

Natürlich musste sich Cuvier unmittelbar die Frage aufdrängen, woher diese verschiedenen Bevölkerungen gekommen seien, ob sie im Zusammenhange mit einander stünden oder nicht. Er beantwortete diese Frage verneinend, und behauptete, dass die verschiedenen Schöpfungen völlig unabhängig von einander seien, dass also der übernatürliche Schöpfungsact, durch welchen nach der herrschenden Schöpfungsgeschichte die Thier- und Pflanzen-Arten entstanden seien, mehrere Male stattgefunden haben müsse. Demnach musste eine Reihe von ganz verschiedenen Schöpfungsperioden auf einander gefolgt sein, und im Zusammenhange damit mussten wiederholt grossartige Umwälzungen der gesammten Erdoberfläche, Revolutionen und Kataklysmen, ähnlich der mythischen Sintfluth, stattgefunden haben. Diese Katastrophen und Umwälzungen beschäftigten Cuvier um so mehr, als zu jener Zeit die Geologie ebenfalls sich mächtig zu rühren begann, und grosse Fortschritte in der Erkenntniss vom Bau und der Entstehung des Erdkörpers gemacht wurden. Von anderer Seite, insbesondere durch den berühmten Geologen Werner und seine Schule, wurden die verschiedenen Schichten der Erdrinde genau untersucht, die Versteinerungen, welche in diesen Schichten eingeschlossen sind, systematisch bearbeitet, und auch diese Untersuchungen führten zu der Annahme verschiedener Schöpfungsperioden. In jeder Periode zeigte sich die anorganische Erdrinde, die aus verschiedenen Schichten zusammengesetzte Oberfläche der Erde, ebenso verschieden beschaffen, wie die Bevölkerung von Thieren und Pflanzen, welche damals auf derselben lebte. Indem Cuvier diese Ansicht mit den Ergebnissen seiner paläontologischen und zoologischen Untersuchungen combinirte und über den ganzen Entwickelungsgang der Schöpfung klar zu werden suchte, gelangte er zu der Hypothese, welche man die

Kataklysmen- oder Katastrophen-Theorie, die Lehre von den gewaltsamen Revolutionen des Erdballs zu nennen pflegt. Nach dieser Lehre haben auf unserer Erde wiederholt zu bestimmten Zeiten Umwälzungen stattgefunden, durch welche die ganze lebende Bevölkerung plötzlich vernichtet wurde, und am Ende jeder dieser Katastrophen hat eine totale Neuschöpfung der Organismen stattgefunden. Da wir letztere uns nicht auf natürlichem Wege erklären können, müssen wir dafür übernatürliche Eingriffe des Schöpfers in den natürlichen Gang der Dinge annehmen. Diese Revolutionslehre, welche Cuvier in einem besonderen, auch ins Deutsche übersetzten Werke behandelte, wurde bald allgemein anerkannt und blieb ein halbes Jahrhundert hindurch in der Biologie herrschend.

Allerdings wurde schon vor sechzig Jahren Cuvier's Katastrophenlehre von Seiten der Geologen gründlich widerlegt, und zwar zuerst durch den englischen Geologen Charles Lyell, den bedeutendsten Naturforscher, der dieses Gebiet beherrschte. Er führte in seinen bahnbrechenden *„Principles of geology“* schon im Jahre 1830 den Nachweis, dass jene Lehre falsch sei, in soweit sie die Erdrinde selbst betreffe; dass man, um den Bau und die Entwickelung der Gebirge zu begreifen, keineswegs zu übernatürlichen Ursachen oder zu allgemeinen Katastrophen seine Zuflucht nehmen müsse; vielmehr seien zur Erklärung dieser Erscheinungen die gewöhnlichen Ursachen ausreichend, welche noch jetzt in jeder Stunde an der Umbildung und Umarbeitung unserer Erdoberfläche thätig sind. Diese Ursachen sind die atmosphärischen Einflüsse, das Wasser in seinen verschiedenen Formen, als Schnee und Eis, Nebel und Regen, der fliessende Strom und die Brandung des Meeres; endlich die vulkanischen Erscheinungen, welche durch die heissflüssige innere Erdmasse bewirkt werden. In überzeugender Weise wurde von Lyell der Nachweis geführt, dass diese natürlichen Ursachen vollständig ausreichen, um alle Erscheinungen im Bau und in der Entwickelung der Erdrinde zu erklären. Daher wurde in kurzer Zeit auf dem Gebiete der Geologie die Lehre Cuvier's von den Umwälzungen und Neuschöpfungen ganz verlassen.

Trotzdem blieb diese Theorie auf dem Gebiete der Biologie noch dreissig Jahre lang in unangefochtener Geltung. Die gesammten Zoologen und Botaniker, soweit sie sich überhaupt auf Gedanken über die Entstehung der Organismen einliessen, hielten fest an Cuvier's falscher Lehre von den wiederholten Neuschöpfungen und den damit verbundenen Revolutionen der Erdoberfläche. Das ist gewiss eines der merkwürdigsten Beispiele, wie zwei nahe ver-

wandte Wissenschaften lange Zeit hindurch einen ganz verschiedenen Weg neben einander einschlagen; die eine, die Biologie, bleibt auf dem dualistischen Wege weit zurück und leugnet überhaupt die Möglichkeit, die „Schöpfungsfragen" durch natürliche Erkenntniss zu lösen; die andere, die Geologie, ist daneben auf dem monistischen Wege schon weit vorgeschritten, und hat dieselben Fragen durch Erkenntniss der wahren Ursachen gelöst.

Um zu begreifen, welche völlige Resignation während des Zeitraums von 1830—1859 mit Bezug auf die Entstehung der Organismen, auf die Schöpfung der Thier- und Pflanzenarten in der Biologie herrschte, führe ich Ihnen aus meiner eigenen Erfahrung die Thatsache an, dass ich während meiner ganzen Universitäts-Studien niemals ein Wort über diese wichtigste Grundfrage der Biologie gehört habe. Ich hatte während dieser Zeit (1852—1857) das Glück, die ausgezeichnetsten Lehrer auf allen Gebieten der organischen Naturwissenschaft zu hören: keiner derselben hat je von dieser Grundfrage gesprochen; keiner von ihnen hat die Frage von der Entstehung der Arten auch nur einmal berührt. Niemals wurden die früher gemachten Versuche, die Entstehung der Thier- und Pflanzenarten zu begreifen, auch nur mit einem Worte hervorgehoben; niemals wurde die höchst bedeutende *„Philosophie zoologique"* von Lamarck, die diesen Versuch schon im Jahre 1809 unternahm, überhaupt der Erwähnung für werth gehalten. Sie werden daher den colossalen Widerstand begreifen, den Darwin fand, als er zum ersten Male diese Frage wieder in Angriff nahm. Sein Versuch schien zunächst völlig in der Luft zu schweben und auf gar keine früheren Vorarbeiten sich zu stützen. Das ganze Problem der Schöpfung, die ganze Frage nach der Entstehung der Organismen, galt in der Biologie noch bis zum Jahre 1859 für supranaturalistisch und transscendental; ja selbst auf dem Gebiete der speculativen Philosophie, wo man doch von verschiedenen Seiten auf diese Frage hingedrängt wurde, hatte Niemand gewagt, ernstlich dieselbe in Angriff zu nehmen.

Dieser letzte Umstand ist wohl hauptsächlich durch den dualistischen Standpunkt Immanuel Kant's und durch die ausserordentliche Bedeutung zu erklären, welche dieser einflussreichste unter den neueren Philosophen während unseres Jahrhunderts behauptet hat. Während nämlich dieser grosse Genius, gleich bedeutend als Naturforscher wie als Philosoph, auf dem Gebiete der anorganischen Natur sehr wesentlich an einer „natürlichen Schöpfungsgeschichte" arbeitete, vertrat er in Bezug auf die Ent-

stehung der Organismen meistens den supranaturalistischen Standpunkt. Einerseits machte KANT in seiner „allgemeinen Naturgeschichte und Theorie des Himmels“ den glücklichsten und bedeutendsten „Versuch, die Verfassung und den mechanischen Ursprung des ganzen Weltgebäudes nach NEWTON'schen Grundsätzen abzuhandeln“, d. h. mit anderen Worten, mechanisch zu begreifen, monistisch zu erkennen; und dieser Versuch, durch natürliche wirkende Ursachen (*causae efficientes*) den Ursprung der ganzen Welt zu erklären, bildet noch heute die Basis unserer ganzen natürlichen Kosmogenie. Anderseits aber behauptete KANT, dass das hier angewendete „Princip des Mechanismus der Natur, ohne das es ohnedies keine Naturwissenschaft geben kann“, für die Erklärung der organischen Naturerscheinungen, und namentlich der Entstehung der Organismen, durchaus nicht hinreichend sei; dass man für die Entstehung dieser zweckmässig eingerichteten Naturkörper vielmehr übernatürliche zweckthätige Ursachen (*causae finales*) annehmen müsse. Ja, er behauptet sogar: „Es ist ganz gewiss, dass wir die organisirten Wesen und deren innere Möglichkeit nach bloss mechanischen Principien der Natur nicht einmal zureichend kennen lernen, viel weniger uns erklären können, und zwar so gewiss, dass man dreist sagen kann: Es ist für Menschen ungereimt, auch nur einen solchen Anschlag zu fassen, oder zu hoffen, dass noch etwa dereinst ein NEWTON aufstehen könne, der auch nur die Erzeugung eines Grashalmes nach Naturgesetzen, die keine Absicht geordnet hat, begreiflich machen werde; sondern man muss diese Einsicht dem Menschen schlechterdings absprechen.“ Damit hat KANT ganz entschieden den dualistischen und teleologischen Standpunkt bezeichnet, den er in der organischen Naturwissenschaft beibehielt [27]).

Allerdings hat KANT diesen Standpunkt bisweilen verlassen, und namentlich an einigen sehr merkwürdigen Stellen, die ich in meiner „Natürlichen Schöpfungsgeschichte“ (im fünften Vortrage) ausführlich besprochen habe, sich in ganz entgegengesetztem, monistischem Sinne ausgesprochen. Ja, man könnte ihn auf Grund dieser Stellen, wie ich dort hervorhob, sogar geradezu als einen Anhänger der Descendenz-Theorie bezeichnen. Mehrere, sehr bedeutungsvolle Aeusserungen, welche FRITZ SCHULTZE in seiner interessanten Schrift: „KANT und DARWIN“ wieder an das Licht gezogen hat, berechtigen uns wirklich dazu, KANT als einen der ältesten Propheten des Darwinismus zu betrachten. Er spricht bereits mit voller Klarheit den grossen Gedanken einer allum-

fassenden einheitlichen Entwickelung aus; er nimmt eine „Abartung von dem Urbilde der Stammgattung durch natürliche Wanderungen“ an. Ja, KANT behauptet sogar, dass „die ursprüngliche Gangart des Menschen die vierfüssige gewesen ist, dass die zweifüssige sich erst allmählich entwickelt, und dass der Mensch erst allmählich sein Haupt über seine alten Kameraden, die Thiere, so stolz erhoben hat“. Allein diese klaren monistischen Aeusserungen sind doch, im Ganzen genommen, nur einzelne Lichtblicke, und für gewöhnlich hielt KANT in der Biologie an jenen dunkeln dualistischen Vorstellungen fest, wonach in der organischen Natur ganz andere Kräfte walten, als in der anorganischen. Diese dualistische oder zwiespältige Naturauffassung ist auch noch heute in der Philosophie der Schule vorherrschend, und noch heute betrachten die meisten Philosophen diese beiden Erscheinungsgebiete als ganz verschieden: einerseits das anorganische Naturgebiet, die sogenannte „leblose“ Natur, wo nur mechanische Gesetze (*causae efficientes*) mit Nothwendigkeit, ohne bewussten Zweck, wirken sollen; anderseits das Gebiet der belebten organischen Natur, wo alle Erscheinungen in ihrem tiefsten Wesen und ersten Entstehen nur begreiflich werden sollen durch Annahme vorbedachter Zwecke oder sogenannter zweckthätiger Ursachen (*causae finales*).

Unter der Herrschaft dieser falschen dualistischen Vorurtheile galt demnach bis zum Jahre 1859 die Frage nach der Entstehung der Thier- und Pflanzenarten und die damit zusammenhängende Frage nach der „Schöpfung des Menschen“ in den weitesten Kreisen überhaupt nicht als Gegenstand wissenschaftlicher Erkenntniss. Trotzdem begannen schon im Anfange unseres Jahrhunderts einzelne sehr bedeutende Geister, unbeirrt durch die herrschenden Dogmen, jene Fragen ernstlich in Angriff zu nehmen. Insbesondere gebührt dieses Verdienst der sogenannten „Schule der älteren Naturphilosophie“, welche so vielfach verläumdet worden ist, und welche in Frankreich vorzugsweise durch JEAN LAMARCK, BUFFON, GEOFFROY ST. HILAIRE und BLAINVILLE, in Deutschland durch WOLFGANG GOETHE, REINHOLD TREVIRANUS, SCHELLING und LORENZ OKEN vertreten war.

Derjenige geistvolle Naturphilosoph, der in der kühnsten und umfassendsten Weise jene unnahbaren Fragen angriff, war JEAN LAMARCK. Derselbe ist am 1. August 1744 zu Bazentin in der Picardie geboren, der Sohn eines Pfarrers, der ihn für den theologischen Beruf bestimmte. Er wandte sich jedoch zunächst dem ruhmverheissenden Kriegerstande zu, zeichnete sich als sechzehn-

jähriger Knabe in dem für die Franzosen unglücklichen Gefecht bei Lippstadt in Westfalen durch Tapferkeit aus und lag dann einige Jahre in Garnison im südlichen Frankreich. Hier lernte er die interessante Flora der Mittelmeerküste kennen und wurde durch sie bald ganz für das Studium der Botanik gewonnen. Er gab seine Offizierstelle auf und veröffentlichte schon im Jahre 1778 seine grundlegende *Flore française.* Lange Zeit hindurch konnte er keine wissenschaftliche Stellung erlangen; erst in seinem fünfzigsten Lebensjahre (1794) erhielt er eine dürftige Professur für Zoologie am Museum des Pariser Pflanzengartens. Hierdurch wurde er tiefer in die Zoologie hineingeführt, in deren Systematik er bald ebenso werthvolle und bedeutende Arbeiten lieferte, wie vordem in der systematischen Botanik. 1802 veröffentlichte er seine *„Considérations sur les corps vivants"*, in denen die ersten Keime seiner Descendenz-Theorie liegen. 1809 erschien die höchst bedeutende *„Philosophie zoologique"*, das Hauptwerk, in welchem er diese Theorie ausführte. 1815 publicirte er die umfangreiche Naturgeschichte der wirbellosen Thiere (*Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*), in deren Einleitung dieselbe ebenfalls entwickelt ist. Um diese Zeit erblindete Lamarck vollständig. Das neidische Schicksal war ihm niemals hold. Während sein glücklicher Hauptgegner, Cuvier, in Paris die höchsten Stufen wissenschaftlichen Ruhmes und einflussreicher Stellung erklomm, musste der grosse Lamarck, der ihm in Bezug auf umfassende Speculation und grossartige Naturauffassung weit überlegen war, in einsamer Abgeschiedenheit mit der bittern Noth des Lebens kämpfen und konnte keine Anerkennung erringen. Er beschloss 1829 sein arbeitsreiches Leben unter den dürftigsten äusseren Verhältnissen [28]).

Lamarck's *Philosophie zoologique* war der erste wissenschaftliche Entwurf einer wahren Entwickelungsgeschichte der Arten, einer „natürlichen Schöpfungsgeschichte" der Pflanzen, der Thiere und des Menschen. Die Wirkung dieses merkwürdigen gedankenreichen Buches war aber gleich der des grundlegenden Wolff'schen Werkes, nämlich gleich Null; beide fanden kein Verständniss und keine Anerkennung bei den befangenen Zeitgenossen. Kein Naturforscher fühlte sich damals veranlasst, sich ernstlich um dieses Buch zu bekümmern und die darin niedergelegten Keime der wichtigsten biologischen Fortschritte weiter zu entwickeln. Die bedeutendsten Botaniker und Zoologen verwarfen dasselbe ganz und hielten es keiner Widerlegung für bedürftig. Cuvier, der gleichzeitig mit Lamarck in Paris lehrte und arbeitete, hat es nicht der Mühe werth gefunden,

in seinem Berichte über die Fortschritte der Naturwissenschaften, in dem die geringfügigsten Beobachtungen Platz fanden, diesen grössten „Fortschritt“ auch nur mit einer Sylbe zu erwähnen. Kurz Lamarck's zoologische Philosophie theilte das Schicksal von Wolff's Entwickelungs-Theorie und wurde ein halbes Jahrhundert hindurch allgemein ignorirt und todtgeschwiegen. Sogar die deutschen Naturphilosophen, namentlich Oken und Goethe, die gleichzeitig mit ähnlichen Speculationen sich trugen, scheinen Lamarck's Werk nicht gekannt zu haben. Wären sie damit bekannt gewesen, so würden sie durch dasselbe wesentlich gefördert worden sein, und hätten wohl schon damals die Entwickelungstheorie viel weiter ausgebaut, als es ihnen möglich geworden ist.

Um ihnen eine Vorstellung von der hohen Bedeutung der *Philosophie zoologique* zu geben, will ich nur einige der wichtigsten von Lamarck's Ideen hier kurz andeuten. Es giebt nach seiner Auffassung keinen wesentlichen Unterschied zwischen lebendiger und lebloser Natur; die ganze Natur ist eine einzige zusammenhängende Erscheinungswelt, und dieselben Ursachen, welche die leblosen Naturkörper bilden und umbilden, dieselben Ursachen sind allein auch in der lebendigen Natur wirksam. Demgemäss haben wir auch dieselbe Forschungs- und Erklärungsmethode für die eine wie für die andere anzuwenden. Das Leben ist nur ein physikalisches Phänomen. Alle Organismen, die Pflanzen, die Thiere und an ihrer Spitze der Mensch, sind in ihren inneren und äusseren Formverhältnissen ganz ebenso wie die Mineralien und alle leblosen Naturkörper nur durch mechanische Ursachen (*causae efficientes*), ohne zweckthätige Ursachen (*causae finales*) zu erklären. Dasselbe gilt von der Entstehung der verschiedenen Arten. Für diese können wir naturgemäss keinen ursprünglichen Schöpfungsact, ebenso wenig wiederholte Neuschöpfungen (wie bei Cuvier's Katastrophen-Lehre), sondern nur natürliche, ununterbrochene und nothwendige Entwickelung annehmen. Der ganze Entwickelungsgang der Erde und ihrer Bewohner ist continuirlich, zusammenhängend. Alle verschiedenen Thier- und Pflanzenarten, die wir jetzt vorfinden, und die jemals gelebt haben, alle haben sich auf natürlichem Wege aus früher dagewesenen und davon verschiedenen Arten hervorgebildet; alle stammen von einer einzigen oder von wenigen gemeinsamen Stammformen ab. Diese ältesten Stammformen können nur ganz einfache und niedrigste Organismen gewesen sein, durch Urzeugung aus anorganischer Materie entstanden. Die Arten oder Species der Organismen sind beständig durch Anpassung an die wechselnden äusseren Lebensverhältnisse

(namentlich durch Uebung und Gewohnheit) umgeändert worden und haben ihre Umbildung durch Vererbung auf die Nachkommen übertragen.

Das sind die Grundzüge der Theorie Lamarck's, die wir heute Abstammungslehre oder Umbildungslehre nennen, und die Darwin erst fünfzig Jahre später zur Anerkennung gebracht und durch neue Beweisgründe fest gestützt hat. Lamarck ist also der eigentliche Begründer dieser Descendenz-Theorie oder Transmutations-Theorie, und es ist nicht richtig, wenn heutzutage häufig Darwin als der erste Urheber derselben genannt wird. Lamarck war der erste, welcher die natürliche Entstehung aller Organismen, mit Inbegriff des Menschen, als wissenschaftliche Theorie formulirte und zugleich die beiden extremsten Consequenzen dieser Theorie zog: nämlich erstens die Lehre von der Entstehung der ältesten Organismen durch Urzeugung, und zweitens die Abstammung des Menschen von den menschenähnlichsten Säugethieren, den Affen.

Diesen letzteren wichtigen Vorgang, der uns hier vorzugsweise interessirt, suchte Lamarck durch dieselben bewirkenden Ursachen zu erklären, welche er auch für die natürliche Entstehung der Thier- und Pflanzenarten in Anspruch nahm. Als die wichtigsten dieser Ursachen betrachtet er die Uebung und Gewohnheit (Anpassung) einerseits, die Vererbung anderseits. Die bedeutendsten Umbildungen in den Organen der Thiere und Pflanzen sind nach ihm durch die Function, durch die Thätigkeit dieser Organe selbst entstanden, durch die Uebung oder Nichtübung, durch den Gebrauch oder Nichtgebrauch derselben. Um ein paar Beispiele anzuführen, so haben der Specht und der Colibri ihre eigenthümliche lange Zunge durch die Gewohnheit erhalten, ihre Nahrung mittelst der Zunge aus engen tiefen Spalten oder Canälen herauszuholen; der Frosch hat die Schwimmhäute zwischen seinen Zehen durch die Schwimmbewegungen selbst erworben; die Giraffe hat ihren langen Hals durch das Hinaufstrecken desselben nach den Zweigen der Bäume erhalten u. s. w. Allerdings sind die Gewohnheit, der Gebrauch oder Nichtgebrauch der Organe als bewirkende Ursachen der organischen Formbildung von höchster Wichtigkeit; allein sie reichen doch für sich allein nicht aus, um die Umbildung der Arten zu erklären. Als zweite nicht minder wichtige Ursache muss vielmehr mit dieser Anpassung die Vererbung zusammenwirken, wie das auch Lamarck ganz richtig erkannte. Er behauptete nämlich, dass an sich zwar die Veränderung der Organe durch Uebung oder Gebrauch bei jedem einzelnen Individuum zunächst nur sehr unbedeutend sei, dass sie aber durch

Häufung oder Cumulation der Einzelwirkungen sehr bedeutend werde, indem sie sich von Generation zu Generation vererbe und so summire. Das war ein vollkommen richtiger Grundgedanke. Allein es fehlte Lamarck noch vollständig das Princip, welches Darwin erst später als den wichtigsten Factor in die Umbildungstheorie einführte, nämlich das Princip der natürlichen Züchtung im Kampfe um's Dasein. Theils der Umstand, dass Lamarck nicht zur Entdeckung dieses ausserordentlich wichtigen Causalverhältnisses gelangte, theils der niedrige Zustand aller biologischen Wissenschaften zu jener Zeit verhinderten ihn, seine Theorie von der gemeinsamen Abstammung der Thiere und des Menschen fester zu begründen.

Auch die Entstehung des Menschen aus dem Affen suchte Lamarck vor Allem durch Fortschritte in den Lebensgewohnheiten der Affen zu erklären: durch fortschreitende Entwickelung und Uebung ihrer Organe, und Vererbung der so erworbenen Vervollkommnungen auf die Nachkommen. Unter diesen Vervollkommnungen betrachtet Lamarck als die wichtigsten den aufrechten Gang des Menschen, die verschiedene Gestaltung der Hände und Füsse, die Ausbildung der Sprache und die damit verbundene höhere Entwickelung des Gehirns. Er nahm an, dass die menschenähnlichsten Affen, welche die Stammeltern des Menschengeschlechtes wurden, den ersten Schritt zur Menschenwerdung dadurch gethan hätten, dass sie die kletternde Lebensweise auf Bäumen aufgaben und sich an den aufrechten Gang gewöhnten. In Folge dessen trat die dem Menschen eigenthümliche Haltung und Umbildung der Wirbelsäule und des Beckens, sowie die Differenzirung der beiden Gliedmaassen-Paare ein: das vordere Paar entwickelte sich zu Händen, die bloss zum Greifen und Tasten dienten; das hintere Paar wurde nur noch zum Gehen gebraucht und bildete sich dadurch zum reine Fusse aus.

In Folge dieser ganz veränderten Lebensweise und in Folge der Correlation oder Wechselbeziehung der verschiedenen Körpertheile und ihrer Functionen traten nun aber auch bedeutende Veränderungen in anderen Organen und in deren Functionen ein. So wurde namentlich in Folge der veränderten Nahrung der Kiefer-Apparat und das Gebiss, sowie im Zusammenhang damit die ganze Gesichtsbildung verändert. Der Schwanz, der nicht mehr gebraucht wurde, ging allmählich verloren. Da aber diese Affen in Gesellschaften beisammen lebten und geordnete Familienverhältnisse besassen (wie es noch jetzt bei den höheren Affen der Fall ist), so wurden vor allen diese geselligen Gewohnheiten oder die sogenannten

„socialen Instincte“ höher entwickelt. Die blosse Lautsprache der Affen wurde zur Wortsprache des Menschen; aus den concreten Eindrücken wurden die abstracten Begriffe gesammelt. Stufe für Stufe entwickelte sich so das Gehirn in Correlation zum Kehlkopf, das Organ der Seelenthätigkeit in Wechselwirkung zum Organ der Sprache. In diesen höchst wichtigen Ideen LAMARCK's liegen bereits die ersten und ältesten Keime zu einer wahren Stammesgeschichte des Menschen.

Unabhängig von LAMARCK beschäftigte sich gegen Ende des vorigen und im Beginne dieses Jahrhunderts mit dem Schöpfungs-Problem auch die ältere deutsche Naturphilosophie, insbesondere REINHOLD TREVIRANUS in seiner Biologie (1802) und LORENZ OKEN in seiner Naturphilosophie (1809). Ich habe dieselben in meiner „Natürlichen Schöpfungsgeschichte“ besprochen (IV. Vortrag, VIII. Aufl., S. 83—95). Hier wollen wir nur jenes strahlenden Genius gedenken, dessen transformistische Ideen uns ganz besonders interessiren müssen, unseres grössten Dichters, WOLFGANG GOETHE. Bekanntlich wurde GOETHE durch sein offenes Auge für alle Schönheiten der Natur und durch sein tiefes Verständniss ihres Wirkens schon frühzeitig zu den verschiedensten naturwissenschaftlichen Studien angeregt. Sie blieben sein ganzes Leben hindurch die Lieblingsbeschäftigung seiner Mussestunden. Insbesondere hat ihn die Farbenlehre zu der bekannten umfangreichen Arbeit veranlasst. Die werthvollsten und bedeutendsten von GOETHE's Naturstudien sind aber diejenigen, welche sich auf die organischen Naturkörper, auf „das Lebendige, dieses herrliche, köstliche Ding“ beziehen. Ganz besonders tiefe Forschungen stellte er im Gebiete der Formenlehre, der Morphologie an. Hier erzielte er mit Hülfe der vergleichenden Anatomie viele glänzende Resultate und eilte seiner Zeit weit voraus. Die Wirbeltheorie des Schädels, die Entdeckung des Zwischenkiefers beim Menschen, die Lehre von der Metamorphose der Pflanzen u. s. w. sind hier besonders hervorzuheben [29]. Diese morphologischen Studien führten nun GOETHE zu Untersuchungen über „Bildung und Umbildung organischer Naturen“, die wir zu den ältesten Keimen der Stammesgeschichte rechnen müssen. Er kommt dabei der Descendenz-Theorie so nahe, dass wir ihn nächst LAMARCK zu den ältesten Begründern derselben zählen können. Allerdings hat GOETHE niemals eine zusammenhängende wissenschaftliche Darstellung seiner Entwickelungs-Theorie gegeben; aber wenn Sie seine geistvollen vermischten Aufsätze „zur Morphologie“ lesen, so finden Sie darin eine Menge der trefflichsten

Ideen versteckt. Einige derselben sind geradezu als Anfänge der Abstammungslehre zu bezeichnen. Als Belege will ich hier nur ein paar der merkwürdigsten Sätze anführen: „Dies also hätten wir gewonnen, ungescheut behaupten zu dürfen, dass alle vollkommneren organischen Naturen, worunter wir Fische, Amphibien, Vögel, Säugethiere und an der Spitze der letzten den Menschen sehen, alle nach einem Urbilde geformt seien, das nur in seinen sehr beständigen Theilen mehr oder weniger hin- und herweicht, und sich noch täglich durch Fortpflanzung aus- und umbildet" (1796). Das „Urbild" der Wirbelthiere, nach dem auch der Mensch geformt ist, entspricht unserer „gemeinsamen Stammform des Vertebraten-Stammes", aus welcher alle verschiedene Arten der Wirbelthiere durch „tägliche Ausbildung, Umbildung und Fortpflanzung" entstanden sind. An einer anderen Stelle sagt Goethe (1807): „Wenn man Pflanzen und Thiere in ihrem unvollkommensten Zustande betrachtet, so sind sie kaum zu unterscheiden. So viel aber können wir sagen, dass die aus einer kaum zu sondernden Verwandtschaft als Pflanzen und Thiere nach und nach hervortretenden Geschöpfe nach zwei entgegengesetzten Seiten sich vervollkommnen, so dass die Pflanze sich zuletzt im Baume dauernd und starr, das Thier im Menschen zur höchsten Beweglichkeit und Freiheit sich verherrlicht."

Dass Goethe in diesen und anderen Aussprüchen den inneren verwandtschaftlichen Zusammenhang der organischen Formen nicht bloss bildlich, sondern im genealogischen Sinne auffasst, geht noch deutlicher aus einzelnen merkwürdigen Stellen hervor, in denen er sich über die Ursachen der äusseren Arten-Mannichfaltigkeit einerseits, der inneren Einheit des Baues anderseits äussert. Er nimmt an, dass jeder Organismus durch das Zusammenwirken zweier entgegengesetzter Gestaltungskräfte oder Bildungstriebe entstanden ist: Der innere Bildungstrieb, die „Centripetalkraft", der Typus oder der „Specificationstrieb" sucht die organischen Species-Formen in der Reihe der Generationen beständig gleich zu erhalten: das ist die Vererbung. Der äussere Bildungstrieb hingegen, die „Centrifugalkraft", die Variation oder der „Metamorphosen-Trieb" wirkt durch die beständige Veränderung der äusseren Existenz-Bedingungen fortwährend umbildend auf die Arten ein: das ist die Anpassung. Mit dieser bedeutungsvollen Anschauung trat Goethe bereits nahe an die Erkenntniss der beiden grossen mechanischen Factoren heran, die wir als die wichtigsten bewirkenden Ursachen der Species-Bildung in Anspruch nehmen.

Allerdings muss man, um GOETHE's morphologische Ansichten richtig zu würdigen, den ganzen eigenthümlichen Gang seiner monistischen Naturforschung und seiner pantheistischen Weltanschauung im Zusammenhang erfassen. Sehr bezeichnend dafür ist insbesondere das lebendige, warme Interesse, mit welchem er noch bis zu seinen letzten Lebenstagen die gleichgerichteten Bestrebungen der französischen Naturphilosophen und namentlich den Kampf zwischen CUVIER und GEOFFROY St. HILAIRE verfolgte (vergl. den IV. Vortrag in meiner „Natürlichen Schöpfungsgeschichte", S. 77 bis 80). Auch muss man einigermaassen mit GOETHE's Sprache und Gedankengang vertraut sein, um die mannichfachen, auf die Abstammungslehre bezüglichen, oft gelegentlich hingeworfenen Aeusserungen richtig zu verstehen. Wer unseren grossen Dichter und Denker überhaupt nicht kennt, wird auch aus letzteren gelegentlich das Gegentheil herauslesen.

In einem Vortrage, welchen ich 1882 auf der Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Eisenach hielt, habe ich versucht, „die Naturanschauung von DARWIN, GOETHE und LAMARCK" eingehend zu vergleichen, und in ihrer hohen Bedeutung für die pantheistische Philosophie zu beleuchten. Nach meiner Ueberzeugung standen diese drei grossen Geisteshelden auf demselben Boden des Monismus oder der einheitlichen, naturwissenschaftlichen Weltanschauung; sie hegten dieselbe fundamentale Ueberzeugung von der Einheit Gottes und der Natur, welche schon SPINOZA und GIORDANO BRUNO vertraten, und welcher GOETHE in seinen herrlichen Betrachtungen über „Gott und Welt" einen so formvollendeten Ausdruck gegeben hat. Daraus erklärt sich auch das lebendige Interesse, welches unser grösster Dichter für jene höchsten Fragen der Biologie bis zum letzten Athemzuge bewahrte. Aus den zahlreichen Sätzen, die ich in meiner Generellen Morphologie als Leitworte über die einzelnen Capitel gesetzt habe, geht klar hervor, wie tief GOETHE den inneren genetischen Zusammenhang der mannichfaltigen organischen Formen erfasste. Er näherte sich damit schon gegen Ende des vorigen Jahrhunderts den Principien der natürlichen Stammesgeschichte so sehr, dass er als einer der ersten Vorläufer DARWIN's aufgefasst werden kann, wenngleich er nicht dazu gelangte, die Descendenz-Theorie nach Art von LAMARCK in ein wissenschaftliches System zu bringen [29].

Fünfter Vortrag.

Die neuere Stammesgeschichte.

„Betrachtet man die embryologische Bildung des Menschen, die Homologien, welche er mit den niederen Thieren darbietet, die Rudimente, welche er behalten hat, und die Fälle von Rückschlag, denen er ausgesetzt ist, so können wir uns theilweise in unserer Phantasie den früheren Zustand unserer ehemaligen Urerzeuger construiren, und können dieselben annäherungsweise in der zoologischen Reihe an ihren gehörigen Platz bringen. Wir lernen daraus, dass der Mensch von einem behaarten Vierfüsser abstammt, welcher mit einem Schwanze und zugespitzten Ohren versehen, wahrscheinlich in seiner Lebensweise ein Baumthier und ein Bewohner der alten Welt war. Dieses Wesen würde, wenn sein ganzer Bau von einem Zoologen untersucht worden wäre, unter die Affen classificirt worden sein, so sicher, als es der gemeinsame und noch ältere Urerzeuger der Affen der alten und neuen Welt worden wäre.“

Charles Darwin (1871).

Selections-Theorie. Der Kampf um's Dasein. Charles Darwin (1859). Entstehung der Arten. Abstammung des Menschen. Inductions-Beweise. Deductions-Schlüsse.

Inhalt des fünften Vortrages.

Verhältniss der neueren zur älteren Stammesgeschichte. Charles Darwin's Werk von der Entstehung der Arten. Ursachen seines ausserordentlichen Erfolges. Die Selections-Theorie oder Züchtungslehre: die Wechselwirkung der Vererbung und Anpassung im Kampfe um's Dasein. Darwin's Lebensverhältnisse. Seine Weltumsegelung. Sein Grossvater Erasmus. Sein Studium der Hausthiere und Culturpflanzen. Vergleich der künstlichen mit der natürlichen Züchtung. Der Kampf um's Dasein. Nothwendige Anwendung der Descendenz-Theorie auf den Menschen. Die „Abstammung des Menschen vom Affen". Thomas Huxley. Carl Vogt. Friedrich Rolle. Die Stammbäume in der generellen Morphologie und der natürlichen Schöpfungsgeschichte. Die genealogische Alternative. Die Abstammung des Menschen vom Affen als Deductions-Gesetz aus der Descendenz-Theorie abgeleitet. Die Descendenz-Theorie als grösstes biologisches Inductions-Gesetz. Grundlagen dieser Induction. Die Paläontologie. Die vergleichende Anatomie. Die Lehre von den rudimentären Organen (Unzweckmässigkeitslehre oder Dysteleologie). Stammbaum des natürlichen Systems. Chorologie. Oekologie. Ontogenie. Widerlegung des Species-Dogma. Der analystische Beweis für die Descendenz-Theorie in der Monographie der Kalkschwämme.

Litteratur:

Charles Darwin, 1859. *Ueber den Ursprung der Arten im Thier- und Pflanzen-Reiche durch natürliche Züchtung.*

Derselbe, 1871. *Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl.*

Derselbe, 1887. *Leben und Briefe. Herausgegeben von seinem Sohne Francis Darwin.*

Ernst Haeckel, 1866. *Generelle Phylogenie. (Allgemeine Entwickelungsgeschichte der organischen Stämme.) VI. Buch der „Generellen Morphologie" (Bd. II, p.* 301—445).

Derselbe, 1878. *Gesammelte populäre Vorträge aus dem Gebiete der Entwickelungslehre. I. und II. Heft.*

Kosmos, 1877—1886. *Bd I—XI. Zeitschrift für einheitliche Weltanschauung auf Grund der Entwickelungslehre. Unter Mitwirkung von Charles Darwin und Ernst Haeckel herausgegeben von Ernst Krause.*

Ernst Krause (*Carus Sterne*), 1879. *Werden und Vergehen. Eine Entwickelungsgeschichte des Naturganzen in gemeinverständlicher Fassung.* (*III. Aufl.* 1886.)

Carl Nägeli, 1884. *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre.*

Hugo Spitzer, 1886. *Beiträge zur Descendenz-Theorie und zur Methodologie der Naturwissenschaft*

V.

Meine Herren!

Die Fortschritte unserer allgemeinen Natur-Erkenntniss, welche wir DARWIN's Werk „Ueber den Ursprung der Arten im Thier- und Pflanzenreiche" verdanken, sind so bedeutend, dass wir in der ganzen Geschichte der Naturwissenschaften kaum einen ähnlichen weitgreifenden Fortschritt verzeichnen können. Die Litteratur des Darwinismus wächst von Tag zu Tage, und nicht allein in der Zoologie und Botanik, im Gebiete der Fachwissenschaften, die zunächst durch die DARWIN'sche Theorie berührt und reformirt sind, sondern weit darüber hinaus, in viel grösseren Kreisen, wird dieselbe mit einem Eifer und Interesse behandelt, wie es noch bei keiner wissenschaftlichen Theorie der Fall gewesen ist. Dieser ausserordentliche Erfolg erklärt sich vorzüglich aus zwei verschiedenen Umständen. Erstens sind alle einzelnen Naturwissenschaften, und vor allen die Biologie, in dem letzten halben Jahrhundert ungemein rasch fortgeschritten, und haben für die natürliche Entwickelungs-Theorie eine Masse von neuen empirischen Beweisgründen geliefert. Je weniger LAMARCK und die älteren Naturphilosophen mit ihrem ersten Versuche, die Entstehung der Organismen und des Menschen zu erklären, Anerkennung fanden, desto durchschlagender war das Resultat des zweiten Versuchs von DARWIN, der sich auf viel grössere Massen von sicher erkannten Thatsachen stützen konnte. Jene Fortschritte benutzend, konnte er mit ganz anderen wissenschaftlichen Beweismitteln operiren, als es LAMARCK und GEOFFROY, GOETHE und TREVIRANUS möglich gewesen war. Zweitens aber müssen wir hervorheben, dass DARWIN seinerseits des besondere Verdienst besitzt, die ganze Frage von einer völligen neuen Seite in Angriff genommen und zur Begründung der Abstammungslehre eine selbstständige Theorie ausgedacht zu haben, die wir im eigentlichen Sinne die DARWIN'sche Theorie oder den D a r w i n i s m u s nennen.

Ohne Erfolg hatte Lamarck die Umbildung der Organismen, welche von gemeinsamen Stammformen abstammen, grösstentheils durch die Wirkung der Gewohnheit, der Uebung der Organe, anderseits allerdings auch durch Zuhülfenahme der Vererbungs-Erscheinungen zu erklären versucht. Um so grösser war der Erfolg Darwin's, welcher selbstständig auf einer ganz neuen Basis die Umbildung der verschiedenen Thier- und Pflanzen-Formen mit Hülfe der Anpassung und Vererbung mechanisch zu erklären versuchte. Zu dieser „Züchtungs-Lehre oder Selections-Theorie" gelangte Darwin auf Grund folgender Betrachtung. Er verglich die Entstehung der mannichfaltigen Rassen von Thieren und Pflanzen, die der Mensch künstlich hervorzubringen im Stande ist, die Züchtungs-Verhältnisse der Gartenkunst und Hausthierzucht, mit der Entstehung der wilden Arten von Thieren und Pflanzen im natürlichen Zustande. Hierbei fand er, dass ähnliche Ursachen, wie wir sie bei der künstlichen Züchtung unserer Hausthiere und Cultur-Pflanzen zur Umbildung der Formen benutzen, auch in der freien Natur wirksam sind. Die wirksamste von allen dabei mitwirkenden Ursachen nannte er den „Kampf ums Dasein". Der Kern dieser eigentlichen Darwin'schen Theorie besteht in folgendem einfachen Gedanken: der Kampf um's Dasein erzeugt planlos in der freien Natur auf ähnliche Weise neue Arten, wie der Wille des Menschen planvoll im Culturzustande neue Rassen züchtet. Ebenso wie der Gärtner und der Landwirth für seinen Vortheil und nach seinem Willen neue Cultur-Formen züchtet, indem er die Verhältnisse der Vererbung und Anpassung zur Umbildung der Formen zweckmässig benutzt, ebenso bildet beständig der Kampf um's Dasein die Formen der Thiere und Pflanzen im wilden Zustande unbewusst um. Dieser Kampf um's Dasein, oder die Mitbewerbung der Organismen um die nothwendigen Existenzbedingungen wirkt allerdings planlos; aber dennoch gestaltet er in ähnlicher Weise die Organismen zweckmässig aus. Indem unter seinem Einflusse die Verhältnisse der Vererbung und Anpassung in die innigste Wechselbeziehung treten, müssen nothwendig neue Formen oder Abänderungen entstehen, die für die Organismen selbst von Vortheil, also zweckmässig sind, trotzdem in Wahrheit kein vorbedachter Zweck ihre Entstehung veranlasste.

Dieser einfache Grundgedanke ist der eigentliche Kern des Darwinismus oder der „Selections-Theorie". Darwin erfasste diesen Grundgedanken schon vor langer Zeit, hat aber

über zwanzig Jahre hindurch mit bewunderungswürdigem Fleisse empirisches Material zu seiner festen Begründung gesammelt, ehe er seine Theorie veröffentlichte. Ueber den Weg, auf welchem er dazu gelangte, sowie über seine Schriften und seine Schicksale, habe ich in meiner Natürlichen Schöpfungsgeschichte (VIII. Auflage, S. 111—156) das Wichtigste mitgetheilt. Nähere interessante Angaben enthält seine ausführliche Biographie, 1887 in drei Bänden von seinem Sohne veröffentlicht. Hier will ich nur ganz kurz einige der wichtigsten Verhältnisse berühren [30]. Charles Darwin ist am 12. Februar 1809 zu Shrewsbury in England geboren, woselbst sein Vater Robert praktischer Art war. Sein Grossvater, Erasmus Darwin, war ein denkender Naturforscher, der im Sinne der älteren Naturphilosophie arbeitete und gegen Ende des vorigen Jahrhunderts mehrere naturphilosophische Schriften veröffentlichte. Die bedeutendste von diesen ist die 1794 erschienene „Zoonomie", in welcher er ähnliche Ansichten wie Goethe und Lamarck aussprach, ohne jedoch von den gleichen Bestrebungen dieser Zeitgenossen etwas zu wissen. Erasmus Darwin übertrug nach dem Gesetze der latenten Vererbung oder des „Atavismus" einen Theil seiner eigenthümlichen Talente auf seinen Enkel Charles, ohne dass dieselben an seinem Sohne Robert zur Erscheinung kamen. Diese Thatsache ist für den merkwürdigen Atavismus, den Charles Darwin selbst so vortrefflich erörtert hat, von hohem Interesse. Uebrigens überwog in den Schriften des Grossvaters Erasmus die plastische Phantasie gar zu sehr den kritischen Verstand, während bei seinem Enkel Charles beide in richtigem Gleichgewichts-Verhältnisse standen. Da gegenwärtig viele Naturforscher von beschränktem Geiste die Phantasie in der Biologie für überflüssig halten und ihren eigenen Mangel daran für einen grossen und „exacten" Vorzug ansehen, so will ich Sie bei dieser Gelegenheit auf einen treffenden Ausspruch eines geistvollen Naturforschers aufmerksam machen, der selbst eines der Häupter der sogenannten „exacten" oder streng empirischen Richtung war. Johannes Müller, der deutsche Cuvier, dessen Arbeiten immer als Muster exacter Forschung gelten werden, erklärte die beständige Wechselwirkung und das harmonische Gleichgewicht von Phantasie und Verstand für die unentbehrliche Vorbedingung der wichtigsten Entdeckungen. (Ich habe diesen Ausspruch als Leitwort vor den XXIsten Vortrag gesetzt.)

Charles Darwin hatte das Glück, nach Vollendung seiner Universitäts-Studien im 22. Lebensjahre an einer zu wissenschaftlichen Zwecken veranstalteten Weltumsegelung Theil nehmen zu

können. Diese dauerte fünf Jahre und brachte ihm eine Fülle der lehrreichsten Anregungen und der grossartigsten Naturanschauungen. Schon als er im Beginne derselben zuerst den Boden von Süd-Amerika betrat, wurde er auf verschiedene Erscheinungen aufmerksam, die das grosse Problem seiner Lebensarbeit, die Frage nach der „Entstehung der Arten", in ihm anregten. Einestheils die lehrreichen Erscheinungen der geographischen Verbreitung der Arten, anderentheils die Beziehungen der lebenden zu den ausgestorbenen Species desselben Erdtheils führten ihn auf den Gedanken, dass nahe verwandte Arten von einer gemeinsamen Stammform abstammen möchten. Als er dann nach der Rückkehr von seiner fünfjährigen Weltreise sich Jahre lang auf das Eifrigste mit dem systematischen Studium der Hausthiere und Gartenpflanzen beschäftigte, erkannte er die offenbaren Analogien, welche sie in ihrer Bildung und Umbildung mit den wilden Arten im Naturzustande darbieten. Zu der Aufstellung des wichtigsten Punktes seiner Theorie, der natürlichen Züchtung durch den Kampf um's Dasein, gelangte er aber erst, nachdem er das berühmte Buch des National-Oekonomen MALTHUS „Ueber die Bevölkerungs-Verhältnisse" gelesen hatte. Hierbei wurde ihm sofort die Analogie klar, welche die wechselnden Beziehungen der Bevölkerung und Uebervölkerung in den menschlichen Cultur-Staaten mit den sozialen Verhältnissen der Thiere und Pflanzen im Naturzustande besitzen. Viele Jahre hindurch sammelte er nun Material, um massenhafte Beweismittel zur Stütze dieser Theorie zusammenzubringen. Zugleich stellte er selbst als erfahrener Züchter wichtige Züchtungs-Versuche in Menge an und studirte namentlich die höchst lehrreiche Zucht der Haustauben. Die stille Zurückgezogenheit, in der er seit der Rückkehr von der Weltreise auf seinem Landgute Down unweit Beckenham (einige Meilen von London entfernt) lebte, gewährte ihm dazu die reichlichste Musse. Hier starb er am 19. April 1882, bis zu seinem Tode unermüdlich bestrebt, durch neue Untersuchungen seine epochemachende Theorie zu befestigen.

Erst im Jahre 1858 entschloss sich DARWIN, gedrängt durch die Arbeit eines anderen Naturforschers, ALFRED WALLACE, der auf dieselbe Züchtungs-Theorie gekommen war, die Grundzüge seiner Theorie zu veröffentlichen; 1859 erschien dann sein Hauptwerk „Ueber die Entstehung der Arten", in welchem dieselbe ausführlich erörtert und mit den gewichtigsten Beweismitteln begründet ist. Da ich in meiner „Generellen Morphologie" und „Natürlichen Schöpfungsgeschichte" meine Auffassung derselben bereits ausführ-

lich erörtert habe, will ich hier nicht länger dabei verweilen, und nur nochmals mit ein paar Worten den Kern der DARWIN'schen Theorie, auf dessen richtiges Verständniss Alles ankömmt, hervorheben. Dieser Kern enthält den einfachen Grundgedanken: der Kampf um's Dasein bildet im Naturzustande die Organismen um und erzeugt neue Arten mit Hülfe derselben Mittel, durch welche der Mensch neue Rassen von Thieren und Pflanzen im Culturzustande hervorbringt. Diese Mittel bestehen in einer fortgesetzten Auslese oder Selection der zur Fortpflanzung gelangenden Individuen, wobei Vererbung und Anpassung in ihren gegenseitigen Wechselbeziehungen als umbildende Ursachen wirksam sind [31]).

Unabhängig von DARWIN war auch sein jüngerer Landsmann, der berühmte Reisende ALFRED WALLACE, auf denselben Gedanken gekommen. Doch hat er die artenbildende Wirksamkeit der natürlichen Züchtung nicht so klar erkannt und so allseitig entwickelt, wie DARWIN. Immerhin enthalten die Schriften von WALLACE, insbesondere über Mimicry u. s. w., sowie sein treffliches Werk über „Geographische Verbreitung der Thiere“, viele hübsche originale Beiträge zur Selections-Theorie. Leider ist dieser talentvolle Naturforscher später auf gefährliche Irrwege gerathen, indem er sich von mystischem Spiritismus blenden liess; als Gespensterseher und Geisterbeschwörer spielte er eine bedeutende Rolle in den spiritistischen Schwindel-Gesellschaften von London.

Die Wirkung von DARWIN's Hauptwerk „Ueber die Entstehung der Arten im Thier- und Pflanzenreich durch natürliche Züchtung“ war ausserordentlich bedeutend, wenn auch zunächst nicht innerhalb der Fachwissenschaft. Es vergingen einige Jahre, ehe die Botaniker und Zoologen sich von dem Erstaunen erholt hatten, in welches sie durch die neue Naturanschauung dieses grossen reformatorischen Werkes versetzt waren. Die Wirkung des Darwinismus auf die Specialwissenschaften, mit denen wir Zoologen und Botaniker uns beschäftigen, ist aber von Jahr zu Jahr glänzender hervorgetreten; in allen Gebieten der Biologie, besonders in der vergleichenden Anatomie und Ontogenie, in der zoologischen und botanischen Systematik hat er sich als befruchtendes Ferment bewährt. Schon jetzt ist dadurch eine mächtige Umwälzung in den herrschenden Ansichten herbeigeführt worden.

Nun war aber in dem ersten DARWIN'schen Werke von 1859 derjenige Punkt, welcher uns hier zunächst interessirt, die Anwendung der Abstammungslehre auf den Menschen, noch gar nicht berührt worden. Man hat sogar viele Jahre hindurch an der Be-

hauptung festgehalten, dass Darwin nicht daran denke, seine Theorie auf den Menschen anwenden zu wollen, und dass er vielmehr die herrschende Ansicht theile, wonach dem Menschen eine ganz besondere Stellung in der Schöpfung nothwendig vorbehalten werden müsse. Nicht allein unwissende Laien (insbesondere viele Theologen), sondern auch gelehrte Naturforscher behaupteten mit der grössten Naivetät, dass zwar die Darwin'sche Theorie an sich gar nicht anzufechten, vielmehr völlig richtig sei, dass man mittelst derselben die Entstehung der verschiedenen Thier- und Pflanzenarten sehr gut zu erklären im Stande sei, dass aber die Theorie durchaus nicht auf den Menschen angewendet werden könne.

Inzwischen wurde jedoch von einer grossen Anzahl denkender Leute, von Naturforschern sowohl als von Laien, die entgegengesetzte Ansicht ausgesprochen, und der Schluss gezogen, dass aus der von Darwin reformirten Descendenz-Theorie mit logischer Nothwendigkeit auch die Abstammung des Menschen von anderen thierischen Organismen, und zwar zunächst von affenähnlichen Säugethieren, gefolgert werden müsse. Die Berechtigung dieses weittragenden Folgeschlusses wurde sogar schon sehr frühzeitig von vielen denkenden Gegnern der Lehre anerkannt. Gerade weil sie diese Consequenz als unausbleiblich ansahen, glaubten Viele die ganze Theorie verwerfen zu müssen.

Die erste wissenschaftliche Anwendung der Darwin'schen Theorie auf den Menschen geschah durch den berühmten Naturforscher Thomas Huxley, den ersten Zoologen Englands[32]). Dieser geistvolle und kenntnissreiche Forscher, dem die zoologische Wissenschaft viele werthvolle Fortschritte verdankt, veröffentlichte im Jahre 1863 eine kleine Schrift: „Zeugnisse für die Stellung des Menschen in der Natur. Drei Abhandlungen: 1) Ueber die Naturgeschichte der menschenähnlichen Affen; 2) Ueber die Beziehungen des Menschen zu den nächstniederen Thieren; 3) Ueber einige fossile menschliche Ueberreste." In diesen drei ausserordentlich wichtigen und interessanten Abhandlungen ist mit völliger Klarheit nachgewiesen, dass aus der Descendenz-Theorie nothwendig die vielbestrittene „Abstammung des Menschen vom Affen" folgt. Wenn die Abstammungslehre überhaupt richtig ist, bleibt nichts übrig, als die menschenähnlichsten Affen als diejenigen Thiere anzusehen, aus welchen zunächst sich das Menschengeschlecht Stufe für Stufe historisch entwickelt hat. Fast gleichzeitig erschien eine grössere Schrift über denselben Gegenstand von Carl Vogt: „Vorlesungen über den Menschen, seine Stellung in der Schöpfung und

in der Geschichte der Erde". Ferner sind unter denjenigen Zoologen, welche sofort nach dem Erscheinen von DARWIN's Werke die Descendenz-Theorie annahmen und förderten und in richtiger logischer Consequenz die Abstammung des Menschen von niederen Thieren folgerten, namentlich noch GUSTAV JAEGER [33]) und FRIEDRICH ROLLE zu nennen. Der letztere veröffentlichte 1866 eine Schrift über „den Menschen, seine Abstammung und Gesittung im Lichte der DARWIN'schen Lehre".

Gleichzeitig habe ich selbst im zweiten Bande meiner 1866 erschienenen „Generellen Morphologie der Organismen" den ersten Versuch gemacht, die Entwickelungs-Theorie auf die gesammte Systematik der Organismen mit Inbegriff des Menschen anzuwenden [34]). Ich habe dort die hypothetischen Stammbäume der einzelnen Klassen des Thierreiches, des Protistenreiches und des Pflanzenreiches so zu entwerfen versucht, wie es nach der DARWIN'schen Theorie nicht allein im Princip nothwendig, sondern auch wirklich bis zu einem gewissen Grade der Wahrscheinlichkeit jetzt schon möglich ist. Denn wenn überhaupt die Abstammungslehre richtig ist, wie sie LAMARCK zuerst bestimmt formulirt und DARWIN später fest begründet hat, so muss man auch im Stande sein, das natürliche System der Thiere und Pflanzen genealogisch zu deuten, und die kleineren und grösseren Abtheilungen des Systems als Zweige und Aeste eines Stammbaumes hinzustellen. Die acht genealogischen Tafeln, welche ich dem zweiten Bande der Generellen Morphologie angehängt habe, sind die ersten derartigen Entwürfe. In dem 27sten Kapitel derselben sind zugleich die wichtigsten Stufen in der Ahnenreihe des Menschen aufgeführt, soweit sie sich durch den Wirbelthier-Stamm hindurch verfolgen lässt. Insbesondere habe ich daselbst die systematische Stellung des Menschen in der Klasse der Säugethiere, und die genealogische Bedeutung derselben festzustellen versucht, soweit dies damals möglich war. Diesen Versuch habe ich sodann wesentlich verbessert und in populärer Darstellung weiter ausgeführt im XXVI.—XXVIII. Vortrage meiner „Natürlichen Schöpfungsgeschichte" (1868; achte verbesserte Auflage 1889) [35]).

Erst 1871, zwölf Jahre nach dem Erscheinen vom „Ursprung der Arten", trat DARWIN mit dem berühmten Werke hervor, welches die vielbestrittene Anwendung seiner Theorie auf den Menschen enthält und somit die Krönung seines grossartigen Lehrgebäudes vollzieht. Dieses wichtige Werk ist betitelt „Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl" [36]).

Darwin hat hier den früher verschwiegenen Folgeschluss, dass auch der Mensch sich aus niederen Thieren entwickelt haben muss, mit der grössten Offenheit und der schärfsten Logik gezogen, und hat insbesondere die höchst wichtige Rolle auf das Geistvollste erörtert, welche sowohl bei der fortschreitenden Veredelung des Menschen wie aller anderen höheren Thiere die geschlechtliche Züchtung oder sexuelle Selection spielt. Danach ist die sorgfältige Auswahl, welche die beiden Geschlechter behufs ihrer geschlechtlichen Verbindung und Fortpflanzung auf einander ausüben, und der ästhetische Geschmack, den die höheren Thiere hierbei entwickeln, von grösster Bedeutung für die fortschreitende Entwickelung der Formen und die Sonderung der Geschlechter. Indem bei den einen Thieren sich die Männchen die schönsten Weibchen aussuchen, bei anderen umgekehrt die Weibchen nur die edelsten Männchen wählen, wird der specifische und zugleich der sexuelle Charakter fortdauernd veredelt. Dabei entwickeln manche höhere Thiere einen besseren Geschmack und ein unbefangeneres Urtheil, als der Mensch. Aber auch beim Menschen ist aus dieser sexuellen Auswahl das veredelte Familienleben, die wichtigste Grundlage der Cultur und der Staatenbildung, entsprungen. Die Entstehung des Menschengeschlechts beruht sicher zum grossen Theile auf der vervollkommneten geschlechtlichen Zuchtwahl, welche unsere Ahnen bei ihrer Brautwahl ausübten (vergl. den XI. Vortrag meiner Natürlichen Schöpfungsgeschichte, S. 249; und Bd. II. S. 244—247 der Generellen Morphologie).

Die allgemeinen Grundzüge des menschlichen Stammbaumes, wie ich sie in der Generellen Morphologie und in der Natürlichen Schöpfungsgeschichte aufgestellt habe, nahm Darwin im Wesentlichen an und hob ausdrücklich hervor, dass ihn seine Erfahrungen zu denselben Schlüssen geführt haben. Dass er selbst nicht gleich in seinem ersten Werke die Anwendung der Descendenz-Theorie auf den Menschen machte, war sehr weise und kann nur gebilligt werden; denn diese Consequenz war nur geeignet, die grössten Vorurtheile gegen die ganze Theorie aufzuregen. Zunächst kam es nur darauf an, der Abstammungslehre in Bezug auf die Thier- und Pflanzen-Arten Geltung zu verschaffen. Ihre folgerichtige Anwendung auf den Menschen musste dann selbstverständlich früher oder später von selbst nachkommen.

Die richtige Auffassung dieses Verhältnisses ist von der grössten Bedeutung. Wenn überhaupt alle Organismen von einer gemeinsamen Wurzel abstammen, dann ist auch der Mensch in dieser gemeinsamen

Descendenz mit inbegriffen. Wenn hingegen alle einzelnen Arten oder Organismen-Species für sich erschaffen worden sind, dann ist auch der Mensch ebenso „erschaffen, nicht entwickelt". Zwischen diesen beiden entgegengesetzten Annahmen haben wir in der That zu wählen, und diese entscheidende Alternative kann nicht oft und nicht scharf genug in den Vordergrund gestellt werden: Entweder sind überhaupt alle verschiedenen Arten des Thier- und Pflanzenreiches übernatürlichen Ursprungs, erschaffen, nicht entwickelt: und dann ist auch der Mensch ein Product eines übernatürlichen Schöpfungsactes, wie alle die verschiedenen religiösen Glaubensvorstellungen annehmen. Oder aber, es haben sich die verschiedenen Arten und Klassen des Thier- und Pflanzenreiches aus wenigen gemeinsamen einfachsten Stammformen entwickelt, und dann ist auch der Mensch selbst eine letzte Entwickelungsfrucht des thierischen Stammbaums.

Man kann dieses fundamentale Verhältniss kurz in dem Satze zusammenfassen: Die Abstammung des Menschen von niederen Thieren ist ein besonderes Deductionsgesetz, welches mit Nothwendigkeit aus dem allgemeinen Inductionsgesetze der gesammten Abstammungslehre folgt. In diesem Satze lässt sich das Verhältniss am klarsten und einfachsten formuliren. Die Abstammungslehre ist im Grunde weiter Nichts als ein grosser Inductions-Schluss, auf welchen wir durch die vergleichende Zusammenstellung der wichtigsten morphologischen und physiologischen Erfahrungen hingeführt werden. Nun müssen wir überall da nach den Gesetzen der Induction schliessen, wo wir nicht im Stande sind, die Naturwahrheit auf dem untrüglichen Wege directer Messung oder mathematischer Berechnung unmittelbar festzustellen. Bei der Erforschung der belebten Natur vermögen wir fast niemals ganz unmittelbar die Bedeutung der Erscheinungen vollständig zu erkennen und auf dem exacten Wege der Mathematik zu bestimmen, wie das bei der viel einfacheren Erforschung der anorganischen Naturkörper der Fall ist: in der Chemie und Physik, in der Mineralogie und der Astronomie. Besonders in der letzteren können wir immer den einfachsten und absolut sicheren Erkenntnisspfad der mathematischen Berechnung benutzen. Allein in der Biologie ist dies aus vielen Gründen ganz unmöglich, und zwar zunächst deshalb, weil hier die meisten Erscheinungen sehr zusammengesetzt und viel zu verwickelt sind, als dass sie unmittelbar eine mathematische Analyse erlaubten. Die grosse Mehrzahl aller biologischen Erscheinungsformen ist das Endresultat von verwickelten historischen Processen, die einer weit zurückliegenden

Vergangenheit angehören und grösstentheils nur hypothetisch zu errathen sind. Wir sind daher hier gezwungen, inductiv vorzugehen, das heisst aus der Masse einzelner Beobachtungen allgemeine Schlüsse von annähernder Richtigkeit Stufe für Stufe zu erobern. Diese Inductionsschlüsse können zwar nicht absolute Sicherheit, wie die Sätze der Mathematik, beanspruchen; sie nähern sich aber um so mehr der Wahrheit und besitzen um so grössere Wahrscheinlichkeit, je ausgedehnter die Erfahrungsgebiete sind, auf die wir uns dabei stützen. An der Bedeutung dieser Inductions-Gesetze ändert der Umstand Nichts, dass dieselben nur als vorläufige wissenschaftliche Errungenschaften betrachtet und durch weitere Fortschritte der Erkenntniss möglicherweise verbessert oder vervollkommnet werden können. Ganz dasselbe gilt von den meisten Erkenntnissen vieler anderer Wissenschaften, z. B. der Geologie, der Archäologie. Wie sehr auch im Einzelnen solche inductive Erkenntnisse im Laufe der Zeit verbessert und verändert werden mögen, die allgemeine Bedeutung ihres Inhalts kann davon ganz unberührt bleiben.

Wenn wir nun die Abstammungslehre im Sinne von Lamarck und Darwin (oder den Transformismus) als ein Inductions-Gesetz, und zwar als das grösste von allen biologischen Inductionsgesetzen betrachten, so stützen wir uns dabei in erster Linie auf die Thatsachen der Paläontologie; denn durch die Versteinerungskunde werden uns die historischen Erscheinungen des Artenwechsels unmittelbar bewiesen. Aus den Verhältnissen, unter denen wir diese Versteinerungen oder Petrefacten in den geschichteten Gesteinen unserer Erdrinde begraben finden, ziehen wir erstens den sicheren Schluss, dass sich die organische Bevölkerung der Erde ebenso wie die Erdrinde selbst langsam und allmählich entwickelt hat; und zweitens den Schluss, dass Reihen von verschiedenen Bevölkerungen nach einander in den verschiedenen Perioden der Erdgeschichte aufgetreten sind. Die „Geologie der Gegenwart" zeigt uns, dass die Entwickelung der Erde allmählich und ohne gewaltsame totale Umwälzungen stattgefunden hat. Wenn wir nun die verschiedenen Thier- und Pflanzenschöpfungen, welche im Laufe der Erdgeschichte nach einander aufgetreten sind, mit einander vergleichen, so finden wir erstens eine beständige und allmähliche Zunahme der Artenzahl von der ältesten bis zur neuesten Zeit; und zweitens nehmen wir wahr, dass die Vollkommenheit der Formen innerhalb jeder grösseren Gruppe des Thierreiches und des Pflanzenreiches ebenfalls beständig zunimmt. So existirten z. B. von den

Wirbelthieren zuerst nur niedere Fische, dann höhere Fische; später kommen die Amphibien. Noch später erst erscheinen die drei höheren Wirbelthierklassen, die Reptilien, darauf die Vögel und die Säugethiere; von den Säugethieren zeigen sich zuerst nur die unvollkommensten und niedersten Formen; erst sehr spät kommen auch die höheren placentalen Säugethiere zum Vorschein, und zu den spätesten und jüngsten Formen der letzteren gehört der Mensch. Mithin nimmt die Vollkommenheit der Formen ebenso wie ihre Mannigfaltigkeit von der ältesten Zeit bis zur Gegenwart beständig zu. Das ist eine Thatsache von grösster Bedeutung; nur durch die Abstammungslehre lässt sie sich erklären und steht mit deren Gesetzen in vollkommener Harmonie. Wenn wirklich die verschiedenen Thier- und Pflanzengruppen von einander abstammen, dann muss nothwendig unter dem Einflusse der natürlichen Zuchtwahl eine solche Zunahme an Zahl und Vollkommenheit stattgefunden haben, wie sie uns thatsächlich die Reihenfolge der Versteinerungen vor Augen führt.

Eine zweite Erscheinungsreihe, welche für unser Inductions-Gesetz von der grössten Bedeutung ist, finden wir durch die vergleichende Anatomie. Dieser Theil der Morphologie oder Formenlehre vergleicht die entwickelten Formen der Organismen und sucht in der bunten Mannigfaltigkeit der organischen Gestalten das einheitliche Organisationsgesetz, oder wie man früher sagte, den „gemeinsamen Bauplan“ zu erkennen. Seit Cuvier im Anfange unseres Jahrhunderts diese Wissenschaft begründet hat, ist sie ein Lieblingsstudium der hervorragendsten Naturforscher geblieben. Schon vor ihm war Goethe durch den geheimnissvollen Reiz derselben auf das Mächtigste angezogen und in seine Studien „zur Morphologie“ hineingeführt worden. Insbesondere die vergleichende Osteologie, die philosophische Betrachtung und Vergleichung des Knochengerüstes der Wirbelthiere — in der That einer der interessantesten Theile — fesselte ihn mächtig und führte ihn zu seiner schon erwähnten Schädeltheorie. Die vergleichende Anatomie lehrt uns, dass der innere Bau der zu jedem Stamme gehörigen Thierarten und ebenso auch der Pflanzenformen jeder Klasse in allen wesentlichen Grundzügen die grösste Uebereinstimmung besitzt, wenn auch die äusseren Körperformen sehr verschieden sind. So zeigt der Mensch in allen wesentlichen Beziehungen seiner inneren Organisation solche Uebereinstimmung mit den übrigen Säugethieren, dass niemals ein vergleichender Anatom über seine Zugehörigkeit zu dieser Klasse in Zweifel gewesen ist. Der ganze innere Aufbau des

menschlichen Körpers, die Zusammensetzung seiner verschiedenen Organsysteme, die Anordnung der Knochen, Muskeln, Blutgefässe u. s. w., die gröbere und feinere Structur aller dieser Organe stimmt mit derjenigen aller übrigen Säugethiere (z. B. Affen, Nagethiere, Hufthiere, Walfische, Beutelthiere u. s. w.) so sehr überein, dass dagegen die völlige Unähnlichkeit der äusseren Gestalt gar nicht in's Gewicht fällt. Weiterhin erfahren wir durch die vergleichende Anatomie, dass die Grundzüge der thierischen Organisation sogar in den verschiedenen Klassen (im Ganzen 50—60 an der Zahl) so sehr übereinstimmen, dass füglich alle in 8—12 verschiedene Hauptgruppen gebracht werden können. Aber selbst in diesen wenigen Hauptgruppen, den Stämmen oder Typen des Thierreiches, sind noch gewisse Organe, vor allen der Darmcanal, als ursprünglich gleichbedeutend nachzuweisen. Wenn nun bei allen diesen verschiedenen Thieren, trotz der grössten Unähnlichkeit im Aeusseren, sich dennoch eine so wesentliche Uebereinstimmung im Innern findet, so können wir diese Thatsache nur mit Hülfe der Abstammungslehre erklären. Nur wenn wir die innere Uebereinstimmung als Wirkung der Vererbung von gemeinsamen Stammformen betrachten, die äussere Unähnlichkeit als Wirkung der Anpassung an verschiedene Lebensbedingungen, lässt sich jene wunderbare Thatsache wirklich begreifen und ursächlich erklären.

Durch diese Erkenntniss ist die vergleichende Anatomie selbst auf eine höhere Stufe erhoben worden, und mit vollem Rechte konnte Gegenbaur [37], der bedeutendste unter den jetzt lebenden Vertretern dieser Wissenschaft, sagen, dass mit der Descendenz-Theorie eine neue Periode in der vergleichenden Anatomie beginne, und dass die erstere an der letzteren zugleich einen Prüfstein finde. „Bisher besteht keine vergleichend-anatomische Erfahrung, welche der Descendenz-Theorie widerspräche; vielmehr führen uns alle darauf hin. So wird jene Theorie das von der Wissenschaft zurückempfangen, was sie ihrer Methode gegeben hat: Klarheit und Sicherheit." Früher hatte man sich immer nur über die erstaunliche Uebereinstimmung der Organismen im inneren Bau gewundert, ohne sie erklären zu können. Jetzt hingegen sind wir im Stande, die Ursachen dieser Thatsachen zu erkennen, und nachzuweisen, dass diese wunderbare Uebereinstimmung einfach die nothwendige Folge der Vererbung von gemeinsamen Stammformen, die auffallende Verschiedenheit der äusseren Formen aber die nothwendige Folge der Anpassung an die äusseren Existenz-Bedingungen ist. Vererbung und Anpassung allein geben ihre wirkliche Erklärung.

Ein besonderer Theil der vergleichenden Anatomie ist aber in dieser Beziehung von ganz hervorragendem Interesse und zugleich von der weitgreifendsten philosophischen Bedeutung. Das ist die Lehre von den rudimentären Organen oder nutzlosen Körpertheilen; ich habe sie mit Rücksicht auf ihre philosophischen Consequenzen geradezu die Unzweckmässigkeitslehre oder Dysteleologie genannt. Fast jeder Organismus (mit Ausnahme der niedrigsten und unvollkommensten), namentlich aber jeder hochentwickelte Thier- und Pflanzen-Körper, und ebenso auch der Mensch, besitzt einzelne oder viele Körpertheile, welche für den Organismus selbst unnütz, für seine Lebenszwecke gleichgültig, für seine Functionen werthlos sind. So besitzen wir noch alle in unserem Körper verschiedene Muskeln, die wir niemals gebrauchen; z. B. Muskeln in der Ohrmuschel und in der nächsten Umgebung derselben. Bei den meisten, namentlich den spitzohrigen Säugethieren sind diese inneren und äusseren Ohrmuskeln von grossem Nutzen, weil sie die Form und Stellung der Ohrmuschel vielfach verändern, um die Schallwellen möglichst gut aufzufangen. Beim Menschen hingegen und bei anderen stumpfohrigen Säugethieren sind dieselben Muskeln zwar noch vorhanden, aber von gar keinem Nutzen mehr. Da unsere Vorfahren sich schon längst ihren Gebrauch abgewöhnt haben, können wir sie jetzt nicht mehr in Bewegung setzen. Im inneren Winkel unseres Auges besitzen wir noch eine kleine halbmondförmige Hautfalte: diese ist der letzte Rest eines dritten inneren Augenlides, der sogenannten Nickhaut. Bei unseren uralten Verwandten, den Haifischen, und bei vielen anderen Wirbelthieren ist diese Nickhaut sehr entwickelt und für das Auge von grossem Nutzen: bei uns ist sie verkümmert und völlig nutzlos. Wir besitzen am Darmcanal einen Anhang, der nicht nur ganz nutzlos ist, sondern sogar sehr schädlich werden kann, den sogenannten Wurmfortsatz des Blinddarms. Dieser kleine Darmanhang wird nicht selten Ursache einer tödtlichen Krankheit. Wenn bei der Verdauung durch einen unglücklichen Zufall ein Kirschkern oder ein ähnlicher harter Körper in seine enge Höhlung gepresst wird, so tritt eine heftige Entzündung ein, die meistens tödtlich verläuft. Dieser Wurmfortsatz besitzt für unseren Organismus absolut gar keinen Nutzen mehr; er ist das letzte gefährliche Ueberbleibsel eines Organes, welches bei unseren pflanzenfressenden Vorfahren viel umfangreicher und für die Verdauung von grossem Nutzen war: wie dasselbe auch noch jetzt bei vielen Pflanzenfressern, z. B. bei Affen und Nagethieren, umfangreich und wichtig ist.

Aehnliche rudimentäre Organe finden sich bei uns, wie bei allen höheren Thieren, an den verschiedensten Körpertheilen. Sie gehören zu den interessantesten Erscheinungen, mit welchen uns die vergleichende Anatomie bekannt macht: erstens weil sie die einleuchtendsten Beweise für die Descendenz-Theorie liefern, und zweitens, weil sie auf das Schlagendste die herkömmliche teleologische Schul-Philosophie widerlegen. Mit Hülfe der Abstammungslehre können wir diese merkwürdigen Erscheinungen sehr einfach erklären.

Wir müssen sie als Theile betrachten, welche im Laufe vieler Generationen allmählich ausser Gebrauch gekommen, ausser Dienst getreten sind. Mit dem abnehmenden Gebrauche und dem schliesslichen Verluste der Function verfällt aber auch das Organ selbst Schritt für Schritt einer Rückbildung und verschwindet schliesslich ganz. Auf andere Weise ist die Existenz der rudimentären Organe überhaupt nicht zu erklären. Deshalb sind sie auch für die Philosophie von der grössten Bedeutung: sie beweisen klar, dass die mechanische oder monistische Auffassung der Organismen allein richtig, und dass die herrschende teleologische oder dualistische Beurtheilung derselben völlig falsch ist. Die uralte Fabel von dem hochweisen Plane, wonach „des Schöpfers Hand mit Weisheit und Verstand alle Dinge geordnet hat“, die leere Phrase von dem „zweckmässigen Bauplane“ der Organismen wird dadurch in der That gründlich widerlegt. Es können wohl kaum stärkere Gründe gegen die herkömmliche Teleologie oder Zweckmässigkeitslehre aufgebracht werden, als die Thatsache, dass alle höher entwickelten Organismen solche rudimentären Organe besitzen.

Auch die beliebte Redens-Art von der „sittlichen Weltordnung“ erscheint im Lichte dieser dysteleologischen Thatsachen nur noch als das, was sie in Wahrheit ist, als eine schöne Dichtung, die durch die reale Sachlage grausam Lügen gestraft wird. Nur der gelehrte Idealist und der wohlmeinende Optimist, der sein Auge der nackten Wirklichkeit verschliesst, kann heute noch das Märchen von der „sittlichen Weltordnung“ erzählen. Sie existirt in der Natur leider ebensowenig als im Menschenleben, in der Naturgeschichte sowenig als in der Culturgeschichte. Der grausame und unaufhörliche „Kampf um's Dasein“ ist die wahre Triebfeder der blinden „Weltgeschichte“. Eine „sittliche Ordnung“ und einen „zweckmässigen Weltplan“ können wir darin nur dann erblicken, wenn wir das Uebermaass der unsittlichen Gewaltherrschaft und der zweckwidrigen Organisation absichtlich ignoriren. Gewalt geht vor Recht, so lange organisches Leben existirt.

Die breiteste inductive Grundlage erhält die Descendenz-Theorie durch das natürliche System der Organismen, welches alle die verschiedenen Formen stufenweise in kleinere und grössere Gruppen nach dem Grade ihrer Formverwandtschaft ordnet. Diese Gruppenstufen oder Kategorien des Systems, die Varietäten, Species, Genera, Familien, Ordnungen, Klassen u. s. w. zeigen unter sich stets solche Verhältnisse der Nebenordnung und Unterordnung, stets solche Beziehungen der Coordination und Subordination, dass man dieselben nur genealogisch deuten und bildlich das ganze System nur unter der Form eines vielverzweigten Baumes darstellen kann. Dieser Baum ist der Stammbaum der verwandten Formen-Gruppen, und ihre Formverwandtschaft ist die wahre Blutsverwandtschaft. Da eine andere Erklärung für die natürliche Baumform des Systems gar nicht gegeben werden kann, so dürfen wir sie mittelbar als einen gewichtigen Beweis für die Wahrheit der Abstammungslehre betrachten.

Zu den wichtigsten Erscheinungen, welche für das Inductions-Gesetz der Descendenz-Theorie Zeugniss ablegen, gehört die geographische Verbreitung der Thier- und Pflanzenarten über die Erdoberfläche, sowie die topographische Verbreitung derselben auf den Höhen der Gebirge und in den Tiefen des Oceans. Die wissenschaftliche Erkenntniss dieser Verhältnisse, die „Verbreitungslehre“ oder Chorologie, ist nach Alexander von Humboldt's Vorgange neuerdings mit lebhaftem Interesse in Angriff genommen worden. Jedoch beschränkte man sich bis auf Darwin lediglich auf die Betrachtung der chorologischen Thatsachen und suchte vor Allem die Verbreitungs-Bezirke der jetzt lebenden grösseren und kleineren Organismen-Gruppen festzustellen. Allein die Ursachen dieser merkwürdigen Verbreitungs-Verhältnisse, die Gründe, warum die einen Gruppen nur dort, die anderen nur hier existiren, und warum überhaupt eine so mannichfaltige Vertheilung der verschiedenen Thier- und Pflanzen-Arten stattfindet, Alles das war man nicht zu erklären im Stande. Auch hier liefert uns erst die Abstammungslehre den Schlüssel des Verständnisses; sie allein führt uns auf den richtigen Weg der Erklärung, indem sie uns zeigt, dass die verschiedenen Arten und Arten-Gruppen von gemeinsamen Stammarten abstammen, deren vielverzweigte Nachkommenschaft sich durch Wanderung oder Migration allmählich über alle Theile der Erde zerstreute. Für jede Arten-Gruppe aber muss ein sogenannter „Schöpfungsmittelpunkt“, oder eine gemeinsame Urheimath angenommen werden; das ist die Ursprungsstätte, auf

der sich die gemeinsame Stamm-Art der Arten-Gruppe zuerst entwickelte, und von der aus sich ihre nächste Nachkommenschaft nach verschiedenen Richtungen verbreitete. Einzelne von diesen ausgewanderten Arten wurden wieder Stammformen für neue Arten-Gruppen; diese zerstreuten sich abermals durch active und passive Wanderung, und so fort. Indem sich jede ausgewanderte Form in der neuen Heimath neuen Existenz-Bedingungen anpasste, wurde sie umgebildet und gab neuen Formenreihen den Ursprung.

Diese höchst wichtige Lehre von den activen und passiven Wanderungen hat zuerst DARWIN mit Hülfe der Descendenz-Theorie begründet und dabei namentlich die Bedeutung der wichtigen chorologischen Beziehungen zwischen der lebenden Bevölkerung jedes Erdtheils und den fossilen Vorfahren und Verwandten derselben richtig hervorgehoben. In vorzüglicher Weise hat dieselbe sodann MORITZ WAGNER unter der Bezeichnung Migrations-Theorie weiter ausgebildet[38]). Jedoch hat dieser berühmte Reisende die Bedeutung seiner „Migrations-Theorie" nach unserer Ansicht insoweit überschätzt, als er sie für eine nothwendige Bedingung der Entstehung neuer Arten erklärt, dagegen die Selections-Theorie nicht für richtig hält. Nun stehen aber diese beiden Theorien keineswegs in principiellem Gegensatze zu einander. Vielmehr ist die Migration, durch welche die Stammform einer neuen Art isolirt wird, nur ein besonderer Fall der Selection. Da die grossartigen und interessanten chorologischen Erscheinungsreihen sich einzig und allein durch die Descendenz-Theorie erklären lassen, so müssen wir sie zu den wichtigsten inductiven Grundlagen derselben rechnen.

Ganz dasselbe gilt von allen den merkwürdigen Erscheinungen, welche wir im „Natur-Haushalte", in der Oekonomie der Organismen wahrnehmen. Alle die mannichfaltigen Beziehungen der Thiere und Pflanzen zu einander und zur Aussenwelt, mit denen sich die Oekologie der Organismen beschäftigt, namentlich aber die interessanten Erscheinungen des Parasitismus, des Familienlebens, der Brutpflege, des Socialismus u. s. w., sie alle sind einfach und natürlich nur durch die Lehre von der Anpassung und Vererbung zu erklären. Während man früher gerade in diesen Erscheinungen der Bionomie vorzugsweise die liebevollen Einrichtungen eines allweisen und allgütigen Schöpfers zu bewundern pflegte, finden wir jetzt umgekehrt in ihnen vortreffliche Stützen für die Abstammungslehre; denn ohne diese und ohne den „Kampf um's Dasein" sind dieselben überhaupt nicht zu begreifen.

Endlich ist als die wichtigste inductive Grundlage der Descendenz-Theorie nach meiner Ansicht die individuelle Entwickelungsgeschichte der Organismen zu bezeichnen, die gesammte Keimesgeschichte oder Ontogenie. Da aber unsere weiteren Vorträge diesen Gegenstand ganz speciell zu behandeln haben, brauche ich hier nichts weiter darüber zu sagen. Ich werde mich vielmehr bemühen, Ihnen Schritt für Schritt in den folgenden Vorträgen zu zeigen, wie die gesammten Erscheinungen der Keimesgeschichte eine zusammenhängende Beweiskette für die Wahrheit der Abstammungslehre bilden; denn nur durch die Stammesgeschichte sind sie zu erklären. Indem wir diesen engen Causal-Nexus zwischen Ontogenese und Phylogenese benutzen und uns beständig auf unser biogenetisches Grundgesetz stützen, werden wir im Stande sein, die Abstammung des Menschen von niederen Thieren aus den Thatsachen seiner Keimes-Entwickelung Stufe für Stufe nachzuweisen.

Durch die allgemeine Annahme der Descendenz-Theorie ist die wichtige theoretische Frage von dem Wesen und dem Begriffe der Art oder Species, der eigentliche Angelpunkt aller Streitigkeiten über dieselbe, definitiv erledigt worden. Seit mehr als einem Jahrhundert ist diese Frage von den verschiedensten Gesichtspunkten erörtert worden, ohne dass irgend ein befriedigendes Resultat erreicht wurde. Tausende von Zoologen und Botanikern haben sich während dieses Zeitraumes tagtäglich mit der systematischen Unterscheidung und Beschreibung der Species beschäftigt, ohne sich über die Bedeutung derselben klar zu werden. Viele Hunderttausende von Thierarten und Pflanzenarten sind als „gute Arten" aufgestellt und benannt worden, ohne dass ihre Gründer die Berechtigung dazu nachweisen und die logische Begründung ihrer Unterscheidung geben konnten. Endlose Streitigkeiten über die leere Frage, ob die als Species unterschiedene Form eine „gute oder schlechte Art", eine „Species oder Varietät", eine „Subspecies oder Rasse" sei, sind zwischen den „reinen Systematikern" geführt worden, ohne dass dieselben sich nach Inhalt und Umfang dieser Begriffe gefragt hätten. Hätte man sich ernstlich bemüht, über die letzteren klar zu werden, so würde man schon längst eingesehen haben, dass sie gar keine absolute Bedeutung besitzen, sondern nur Gruppenstufen oder Kategorien des Systems von relativer Bedeutung sind.

Allerdings hat im Jahre 1857 ein berühmter und geistreicher, aber sehr unzuverlässiger und dogmatischer Naturforscher, Louis

Agassiz, den Versuch gemacht, jenen „Kategorien des Systemes“ eine absolute Bedeutung beizulegen. Es geschah dies in dem Essay on classification“, in welchem die Erscheinungen der organischen Natur auf den Kopf gestellt und, statt aus natürlichen Ursachen erklärt, vielmehr durch das siebenkantige Prisma theologischer Träumerei betrachtet werden. Jede „gute Art oder *bona species*“ ist hiernach ein „verkörperter Schöpfungsgedanke Gottes“. Allein diese schöne Phrase hält vor der naturphilosophischen Kritik ebenso wenig Stand, wie alle anderen Versuche, den absoluten Species-Begriff zu retten. Ich glaube dies genügend in der ausführlichen Kritik des morphologischen und physiologischen Species-Begriffes und der Kategorien des Systemes bewiesen zu haben, welche ich 1866 in der „Generellen Morphologie“ gegeben habe (Band II, S. 323—402). Der göttliche Schöpfer von Agassiz ist weiter Nichts, als ein idealisirter Mensch; ein phantasiereicher Architect, der immer „neue Baupläne“ ersinnt und in neuen „Arten“ ausführt. (Vergl. den III. Vortrag der Natürlichen Schöpfungsgeschichte, sowie meine „Ziele und Wege der heutigen Entwickelungsgeschichte“, Jena 1875.)

Nachdem mit Louis Agassiz 1873 der letzte geistreiche Vertheidiger der Artbeständigkeit und der Wunderschöpfung in's Grab gestiegen, ist das Dogma von der Species-Constanz zerstört. Die entgegengesetzte Behauptung, dass alle verschiedenen Species von gemeinsamen Stammformen abstammen, stösst auf keine ernstlichen Schwierigkeiten mehr. Alle die weitschweifigen Untersuchungen über das, was die Art eigentlich ist, und wie es möglich ist, dass verschiedene Arten von einer Stammart abstammen, sind gegenwärtig dadurch zu einem völlig befriedigenden Abschluss gediehen, dass die scharfen Grenzen zwischen Species und Varietät einerseits, zwischen Species und Genus andererseits aufgehoben sind. Den analytischen Beweis dafür habe ich in meiner 1872 erschienenen Monographie der Kalkschwämme [40]) geliefert, indem ich in dieser kleinen, aber höchst lehrreichen Thiergruppe die Variabilität aller Species auf das Genaueste untersucht und die Unmöglichkeit dogmatischer Species-Unterscheidung im Einzelnen dargethan habe. Je nachdem der Systematiker hier die Begriffe von Genus, Species und Varietät weiter oder enger fasst, kann er in der kleinen Gruppe der Kalkschwämme nur ein einziges Genus mit drei Species, oder 3 Gattungen mit 289 Arten, oder gar 113 Genera mit 591 Species unterscheiden. Ausserdem sind aber alle diese mannichfaltigen Formen durch zahlreiche Zwischenstufen und Uebergangsformen so

zusammenhängend verbunden, dass man die gemeinsame Abstammung aller Calcispongien von einer einzigen Stammform, dem Olynthus, mit überzeugender Sicherheit nachweisen kann.

Hierdurch glaube ich die analytische Lösung des Problems von der Entstehung der Arten gegeben und somit die Forderung derjenigen Gegner der Descendenz-Theorie erfüllt zu haben, die „im Einzelnen" die Abstammung verwandter Arten von einer Stammform nachgewiesen sehen wollten. Wem die synthetischen Beweise für die Wahrheit der Abstammungslehre nicht genügen, welche die vergleichende Anatomie und Ontogenie, die Paläontologie und Dysteleologie, die Chorologie und Systematik liefern, der mag die analytischen Beweise in der Monographie der Kalkschwämme, ein Product fünfjähriger genauester Beobachtungen, zu widerlegen suchen. Ich wiederhole: Wenn man der Descendenz-Theorie noch immer die Behauptung entgegenhält, dass die Abstammung aller Arten einer Gruppe bisher noch niemals überzeugend im Einzelnen nachgewiesen sei, so ist diese Behauptung nunmehr völlig grundlos. Die Monographie der Kalkschwämme liefert diesen analytischen Nachweis im Einzelnen wirklich, und wie ich überzeugt bin, mit unwiderleglicher Sicherheit. Jeder Naturforscher, der das umfangreiche, von mir benutzte Untersuchungs-Material durcharbeitet und meine Angaben prüft, wird finden, dass man bei den Kalkschwämmen im Stande ist, die Species Schritt für Schritt auf dem Wege ihrer Entstehung, *in statu nascenti*, zu verfolgen. Wenn dies aber wirklich der Fall ist, wenn wir in einer einzigen Klasse oder Familie die Abstammung aller Species von einer gemeinsamen Stammform nachzuweisen im Stande sind, dann ist auch die Frage von der Descendenz des Menschen definitiv gelöst, dann sind wir auch im Stande, die Abstammung des Menschen von niederen Thieren zu beweisen.

Damit ist auch die oft gestellte, und selbst in neuester Zeit noch von namhaften Naturforschern wiederholte Forderung erledigt, dass die Abstammung des Menschen von niederen Thieren, und zunächst von Affen, erst noch „sicher bewiesen" werden müsse. Diese „sicheren Beweise" sind längst vorhanden, und man braucht nur seine Augen zu öffnen, um sie zu sehen. Ganz vergeblich suchen viele sogenannte „Anthropologen" diese Beweise darin, dass unmittelbare Uebergangsformen zwischen Menschen und Affen gefunden, oder gar aus einem lebenden Affen durch zweckmässige Erziehung ein Mensch herangebildet werden müsse. Vielmehr liegen die überzeugenden „sicheren Beweise" in dem jetzt schon erworbenen

reichen Erfahrungs-Material klar vor. Die Quellenschätze der vergleichenden Anatomie und Ontogenie bleiben die sichersten Beweisgründe der Phylogenie. Es kommt daher nicht darauf an, neue Beweise für die Stammesgeschichte des Menschen aufzufinden, sondern darauf, die vorhandenen „sicheren Beweise“ kennen und verstehen zu lernen. Zur Lösung dieser Aufgabe sind die nachfolgenden Vorträge bestimmt.

Als ich vor 25 Jahren in meiner „Generellen Morphologie“ den ersten Versuch unternahm, die organische Formen-Wissenschaft durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie mechanisch zu begründen, stand ich mit diesem Versuche fast allein. Die Gegenüberstellung der Ontogenie und Phylogenie, sowie der Nachweis der innigsten causalen Beziehungen zwischen diesen beiden Theilen der Entwickelungsgeschichte, den ich dort versuchte, stiess fast allgemein auf den lebhaftesten Widerstand. Es folgte ein Decennium des heftigsten „Kampfes um's Dasein“ für die neue Lehre. Seit 15 Jahren hat sich das Blatt völlig gewendet, und die phylogenetische Methode hat so allgemeinen Eingang und so fruchtbare Anwendung in allen Gebieten der Biologie gefunden, dass es überflüssig erscheint, ihre Geltung und ihre Erfolge hier noch näher zu erörtern. Die ganze morphologische Litteratur des letzten Decenniums legt dafür Zeugniss ab. Keine andere Wissenschaft aber ist dadurch so sehr in ihren tiefsten Fundamenten umgestaltet und zu so weitreichenden Folgerungen geführt worden, als diejenige, deren Grundzüge wir hier darlegen wollen, die monistische Anthropogenie.

Sechster Vortrag.

Die Eizelle und die Amoebe.

„Als die Vorfahren aller höheren Thiere müssen wir ganz einfache einzellige Thiere ansehen, wie es noch heutzutage die in allen Gewässern verbreiteten Amoeben sind. Dass auch die ältesten Urahnen des Menschengeschlechts solche ganz einfache Urthiere vom Formwerthe einer einzigen Zelle waren, ergiebt sich mit vollster Klarheit aus der unumstösslichen Thatsache, dass sich jedes menschliche Individuum aus einem Ei entwickelt, und dieses Ei ist, wie das Ei aller anderen Thiere, eine einfache Zelle. Wenn man daher unsere Theorie von der thierischen Herkunft des Menschengeschlechts „abscheulich, empörend und unsittlich" findet, so muss man ganz ebenso „abscheulich, empörend und unsittlich" die feststehende und jeden Augenblick durch das Mikroskop zu zeigende Thatsache finden, dass das menschliche Ei eine einfache Zelle ist, und dass diese Zelle nicht von dem Ei der anderen Säugethiere zu unterscheiden ist."

Stammbaum des Menschengeschlechts (1870).

Die Zelle oder Plastide, der Elementar-Organismus. Zellen-Theorie. Zusammensetzung der Zelle. Lebensthätigkeit der Zelle. Junge und reife Eizellen. Amoeben und amoeboide Zellen.

Inhalt des sechsten Vortrages.

Das Ei des Menschen und der Thiere ist eine einfache Zelle. Der entwickelte Mensch ist ein organisirter Zellenstaat. Autonome Zellen und Gewebe-Zellen. Bedeutung und wesentlicher Inhalt der Zellen-Theorie Begriff, Gestalt und Grösse der Zelle. Zusammensetzung aus zwei Bestandtheilen: Zellenkern (Nucleus, Karyoplasma) und Zellenleib (Cytosom, Cytoplasma). Actives Plasma und passive Plasma-Producte. Vergleich der einfachen nicht differenzirten Eizelle mit der höchst differenzirten Seelenzelle oder der Nervenzelle des Gehirns. Die Zelle als Elementar-Organismus oder als Individuum erster Ordnung. Plastiden oder Bildnerinnen. Ihre Lebenserscheinungen. Vegetale Functionen (Ernährung, Fortpflanzung). Animale Functionen (Bewegung, Empfindung). Die besondere Beschaffenheit der Eizelle. Dotter. Keimbläschen. Keimfleck. Eihülle, Ovolemma oder Chorion. Anwendung des biogenetischen Grundgesetzes auf die Eizelle. Einzellige Organismen. Die Amoebe. Zusammensetzung und Lebenserscheinungen der Amoeben. Amoeboide Bewegungen. Amoeboide Zellen in vielzelligen Organismus. Bewegungs-Erscheinungen derselben und Aufnahme fester Stoffe. Fressende Blutzellen. Vergleich der Amoebe mit der Eizelle. Die amoeboiden Eizellen der Schwämme und ihre Bewegungen. Rückschluss aus der einzelligen Keimform auf die einzellige Stammform. Die Amoebe als gemeinsame Stammform der vielzelligen Organismen.

Litteratur:

Theodor Schwann, 1839. *Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Structur und dem Wachsthum der Thiere und Pflanzen.*

Johannes Müller, 1840. *Handbuch der Physiologie des Menschen.* 6.—8. *Buch* (*Seelenleben, Zeugung, Entwickelung*).

Albert Kölliker, 1852. *Handbuch der Gewebelehre des Menschen.* (*VI. Aufl.* 1889.)

Rudolf Virchow, 1856. *Gesammelte Abhandlungen zur wissenschaftlichen Medicin.*

Carl Gegenbaur, 1861. *Ueber den Bau und die Entwickelung der Wirbelthier-Eier.* (*Archiv für Anatomie und Physiologie.*)

Ernst Haeckel, 1866. *Allgemeine Structurlehre und Individualitätslehre der Organismen.* (*III. Buch der Generellen Morphologie.*)

Eduard Van Beneden, 1870. *Recherches sur la composition et la signification de l'oeuf.*

Walther Flemming, 1882. *Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung.*

Karl Frommann, 1887. *Zelle, Ei und Befruchtung* (*in Real-Encyclopädie der gesammten Heilkunde. II. Aufl.*).

Franz Leydig, 1885. *Zelle und Gewebe* (*Lehrbuch der vergleichenden Histologie*, 1857).

VI.

Meine Herren!

Um zu einem klaren Verständniss der Ontogenese oder der individuellen Entwickelung des Menschen zu gelangen, müssen wir unter den vielen wunderbaren und mannichfaltigen Vorgängen derselben die wichtigeren gehörig hervorheben, und von diesen bedeutenderen Anhaltspunkten aus die zahlreichen weniger wichtigen und bedeutsamen Erscheinungen beurtheilen. Als der erste und wichtigste Anhaltspunkt in dieser Beziehung, zugleich als der nothwendige Ausgangspunkt unserer ontogenetischen Untersuchung, tritt uns die Thatsache entgegen, dass jeder Mensch sich aus einem Ei entwickelt, und dass dieses Ei eine einfache Zelle ist. Diese menschliche Eizelle ist in ihrer gesammten Form und Zusammensetzung nicht wesentlich von der Eizelle der übrigen Säugethiere verschieden, während allerdings bestimmte Unterschiede zwischen der reifen Eizelle der Säugethiere und derjenigen der übrigen Thiere nachzuweisen sind.

Dieser ausserordentlich wichtigen Thatsache können nur wenige hinsichtlich ihrer fundamentalen Bedeutung an die Seite gestellt werden; trotzdem war sie im ersten Viertel unseres Jahrhunderts noch völlig unbekannt. Wie wir schon früher bemerkten, hat erst im Jahre 1827 Carl Ernst von Baer das Ei des Menschen und der Säugethiere thatsächlich durch Beobachtung nachgewiesen. Bis dahin hatte man irrthümlich grössere Bläschen, in denen das wahre, viel kleinere Ei erst eingeschlossen ist, als Eier betrachtet. Die wichtige Erkenntniss, dass dieses Säugethier-Ei eine einfache Zelle gleich dem Ei der übrigen Thiere ist, konnte natürlich erst gewonnen werden, seitdem überhaupt die Zellentheorie existirte. Diese wurde aber erst 1838 von Schleiden für die Pflanzen aufgestellt und von Schwann auf die Thiere ausgedehnt. Wie Sie bereits wissen, ist diese Zellentheorie von der grössten Bedeutung für das ganze Verständniss des menschlichen Organismus und seiner

Entwickelung. Es erscheint daher zweckmässig, hier einige Worte über den gegenwärtigen Zustand der Zellentheorie und über die Bedeutung der daran geknüpften allgemeinen Anschauungen vorauszuschicken.

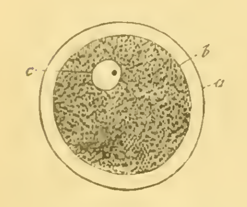


Fig. 1. **Die Eizelle des Menschen,** 100mal vergrössert. Die kugelige Dottermasse (*b*) ist von einer hellen Membran eingehüllt (Ovolemma, *a*) und schliesst einen excentrischen Kern (Keimbläschen, *c*) ein. Vergl. Fig. 13 S. 118.

Um die Zellentheorie, die wichtigste elementare Grundlage unserer morphologischen und physiologischen Anschauungen, richtig zu würdigen, kommt es vor Allem darauf an, dass man die Zelle als einen einheitlichen Organismus, als ein selbständiges lebendiges Wesen auffasst. Wenn wir den entwickelten Körper der Thiere und Pflanzen, wie den des Menschen, durch anatomische Zergliederung in Organe zerlegen, und wenn wir dann weiter diese gröberen Formbestandtheile oder Organe mit Hülfe des Mikroskops auf ihre feinere Zusammensetzung untersuchen, so werden wir durch die Wahrnehmung überrascht, dass alle diese verschiedenen Theile aus einem und demselben Grundbestandtheile oder Form-Elemente zusammengesetzt sind. Dieser allgemeine elementare Formbestandtheil ist eben die Zelle. Es ist ganz gleich, ob wir ein Blatt, eine Blume oder eine Frucht, ob wir einen Knochen, einen Muskel, eine Drüse, ein Stück Haut u. s. w. auf diese Weise anatomisch untersuchen, überall begegnen wir einem und demselben Form-Element, das man seit SCHLEIDEN Zelle nennt. Was diese Zelle eigentlich ist, darüber existiren zwar sehr verschiedene Ansichten; allein das Wesentliche unserer Anschauung von der Zelle beruht darauf, dass wir dieselbe als selbständige Lebenseinheit ansehen müssen. Die kleine Zelle ist, wie BRÜCKE sagt, ein „Elementar-Organismus", oder, wie VIRCHOW sagt, ein „Lebensheerd", ein Biomer. Am schärfsten wird sie vielleicht als die organische Einheit niedersten Ranges, als Individuum erster Ordnung bezeichnet; da die Zellen allein die activ thätigen Bildungsstätten aller Lebens-Erscheinungen sind, können wir sie auch Plastiden oder „Bildnerinnen" nennen (Generelle Morphologie, Bd. I, S. 269). Diese Einheit besteht sowohl in der anatomischen Form, als in der physiologischen Function. Bei den Protisten, bei den einzelligen Urpflanzen und Urthieren, besteht der ganze Organismus zeitlebens nur aus einer einzigen auto-

nomen *Zelle*. Hingegen bei den *Histonen*, bei der grossen Mehrzahl der Thiere und Pflanzen stellt der Organismus bloss im ersten Anfange seiner individuellen Existenz eine einfache Zelle dar, späterhin bildet er eine Zellengesellschaft, oder richtiger einen organisirten *Zellenstaat*. Unser eigener Körper ist in Wirklichkeit nicht eine einfache Lebenseinheit, wie zunächst die allgemein gültige, naive Auffassung des Menschen annimmt. Vielmehr ist unser Leib in Wahrheit eine höchst zusammengesetzte sociale Gemeinschaft von zahllosen mikroskopischen Organismen, eine Colonie oder ein Staat, der aus unzähligen selbständigen Lebenseinheiten besteht, aus verschiedenartigen *Gewebe-Zellen*[41]).

Der Ausdruck *Zelle*, der übrigens schon lange vor der Zellen-Theorie bestand, ist eigentlich unglücklich gewählt; SCHLEIDEN, der ihn zuerst im Sinne der Zellen-Theorie in die Wissenschaft einführte, nannte die kleinen Elementar-Organismen „Zellen“, weil dieselben beim Durchschnitte der meisten Pflanzentheile als *Kammern* erscheinen, welche, ähnlich den Fächern oder Zellen einer Bienenwabe, mit festen Wänden zusammenstossen und mit einer Flüssigkeit oder einer weichen, breiartigen Masse gefüllt sind. Dieser auch von SCHWANN angenommene Begriff von der Zelle, als ein geschlossenes Säckchen oder Bläschen, welches mit einer Flüssigkeit angefüllt und von einer festen Hülle oder Wand umgeben ist, hat sich lange Zeit hindurch erhalten: aber gerade auf die meisten Zellen des Thierkörpers ist er gar nicht anwendbar. Je weiter man in der Erkenntniss der Zellen des Thierkörpers gelangte, desto mehr sah man ein, dass man den Zellenbegriff ganz anders fassen müsse; denn die umhüllende Membran oder die feste Wand fehlt bei vielen (und besonders bei jungen) Zellen ganz. Gegenwärtig wird daher allgemein die Zelle definirt als ein lebendiges, festweiches *Plasma-Körperchen*, d. h. als ein festflüssiges (weder festes, noch flüssiges), dichtes Klöschen, dessen eiweissartiger Körper einen festeren Kern einschliesst. Eine Umhüllung oder Membran kann zwar vorhanden sein, wie es bei den meisten Pflanzenzellen der Fall ist; sie kann aber auch fehlen, wie bei den meisten Thierzellen. Ursprünglich fehlt sie immer. Die Gestalt der jungen Zellen ist meist rundlich, später höchst mannichfaltig. Als Beispiele vergleichen Sie die Zellen aus verschiedenen Theilen des menschlichen Körpers in Fig. 3—7.

Das Wesentliche des *Zellenbegriffes* im heutigen Sinne besteht also in der Zusammensetzung des Zellenkörpers aus zwei verschiedenen activen Theilen, einem inneren und einem äusseren.

Der innere kleinere Bestandtheil ist der Zellenkern (*Nucleus*, Karyon oder *Cytoblastus*, Fig. 1 *c*, Fig. 2 *k*). Der äussere grössere Bestandtheil der Zelle, der den ersteren einschliesst, ist der eigentliche Zellenleib (*Celleus*, Cytos oder *Cytosoma*). Die weiche lebendige Substanz, welche den beiden Form-Bestandtheilen der Zelle zu Grunde liegt, besitzt eine eigenthümliche chemische Zusammensetzung und gehört zur Gruppe der eiweissartigen Plasma-Körper oder „Bildungsstoffe". Die wesentlichste und niemals fehlende Grundlage des Zellenkernes ist die Kernsubstanz (*Karyoplasma* oder Nuclein); diejenige des Zellenleibes, weicher als erstere, ist die Zellsubstanz (*Cytoplasma* oder Plastin). Im einfachsten Falle können beide Substanzen völlig einfach und homogen erscheinen, ohne weiter erkennbare Structur. Gewöhnlich aber kann man in denselben mit Hülfe sehr starker Vergrösserungen feinere Bau-Verhältnisse, Plasma-Structuren, erkennen. Die wichtigsten und die weitest verbreiteten von diesen sind die faserigen oder netzförmigen „Faden-Structuren" (Frommann) und die schaumartigen „Waben-Structuren" (Bütschli).

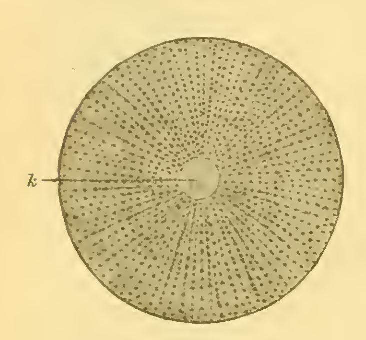


Fig. 2. **Stammzelle eines Sternthieres** (Cytula oder „erste Furchungszelle" = befruchtete Eizelle) nach Hertwig. *k* Kern, Karyon oder Nucleus.

Die Gestalt der Zelle oder die äussere Form des „Elementar-Organismus" zeigt eine endlose Mannichfaltigkeit, entsprechend der unbeschränkten Fähigkeit ihrer Anpassung an die verschiedensten Thätigkeiten und Existenz-Bedingungen. Im einfachsten Falle ist die Zelle kugelig (Fig. 2). Diese reguläre Kugelform findet sich namentlich bei solchen Zellen, welche die einfachsten Bau-Verhältnisse besitzen und welche sich frei und unabhängig von äusseren Druck-Verhältnissen in einer Flüssigkeit entwickeln. Nicht selten ist dann der Zellenkern ebenfalls kugelig und im Mittelpunkte des concentrischen Zellenleibes eingeschlossen (Fig. 2, *k*). In anderen Fällen besitzen die Zellen gar keine bestimmte Form, weil dieselben, in Folge von automatischen Bewegungen, in beständiger langsamer Veränderung begriffen ist; so bei den Amoeben (Fig. 15, 16), und den amoeboiden Wanderzellen (Fig. 11), auch bei ganz jungen Eiern (Fig. 12). Gewöhnlich aber nimmt die Zelle im Laufe ihres Lebens eine ganz bestimmte Form an. In den Ge-

weben des vielzelligen Thierkörpers, in denen zahlreiche gleichartige Zellen nach bestimmten erblichen Gesetzen verbunden sind, wird ihre Gestalt theils durch die Art dieser Verbindung, theils durch ihre besondere Thätigkeit bedingt. So finden wir z. B. in der Mundschleimhaut unserer Zunge ganz dünne und zarte Platten-Zellen oder Epithelzellen von rundlichen Umrissen (Fig. 3). In unserer Oberhaut sind ähnliche, aber härtere Deckzellen mittelst gesägter Ränder in einander gefügt (Fig. 4). In der Leber und in anderen Drüsen sind dickere und weichere Zellen reihenweise aneinander gekettet (Fig. 5).



Fig. 3. Fig. 4. Fig. 5.

Fig. 3. **Drei Epithelzellen** von der Mundschleimhaut der Zunge.

Fig. 4. **Fünf Stachelzellen** oder Riffzellen, mit ineinander gefügten Rändern, aus der Oberhaut oder Epidermis; eine davon (*b*) ist isolirt.

Fig. 5. **Zehn Leberzellen**, eine davon (*b*) mit zwei Kernen.

Die letztgenannten Gewebe (Fig. 3—5) gehören zu den einfachsten und ursprünglichsten Formen, zur Gruppe der Decken-Gewebe oder Epithelien. Bei diesen „primären Geweben" (zu denen auch die „Keimblätter" gehören) sind gleichartige einfache Zellen pflasterähnlich oder schichtenweise angeordnet. Verwickelter wird die Anordnung und Gestaltung bei den secundären Geweben, die aus jenen erst nachträglich hervorgehen, beim Gewebe der Muskeln, Nerven, Knochen u. s. w. In den Knochen z. B., die zur Gruppe der Stützgewebe oder Connective gehören (Fig. 6), sind die Zellen sternförmig und hängen durch zahlreiche, netzförmig verbundene Ausläufer zusammen; ebenso im Zahngewebe (Fig. 7) und in anderen Formen des Stützgewebes, wo zwischen den Zellen eine weiche oder feste „Zwischen-Zellmasse" (Grundsubstanz oder Intercellular-Substanz) ausgeschieden ist.

Die Grösse der Zellen ist ebenfalls sehr verschieden. Die überwiegende Mehrzahl der Elementar-Organismen ist dem blossen Auge unsichtbar und erst mittelst des Mikroskopes zu erkennen (durch-

schnittlich zwischen 0,01 und 0,1 mm). Es giebt jedoch viel kleinere Plastiden, wie z. B. die berühmten Bacterien, die theilweise erst mit Hülfe der stärksten Vergrösserungen sichtbar werden. Anderseits wachsen viele Zellen zu beträchtlicher Grösse heran und er-



Fig. 6. **Neun sternförmige Knochenzellen** mit verästelten Ausläufern.

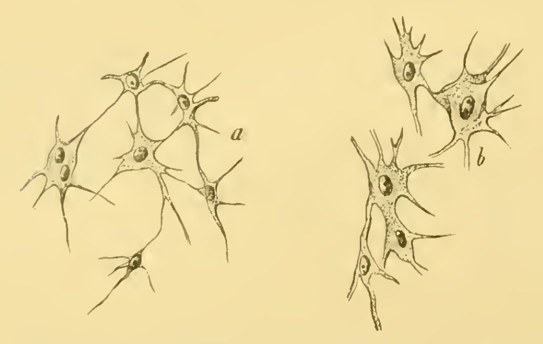


Fig. 7. **Elf sternförmige Zellen** aus dem Schmelzorgan eines Zahnes, durch ihre verästelten Ausläufer zusammenhängend

reichen mehrere Millimeter oder Centimeter Durchmesser, so z. B. unter den einzelligen Protisten viele Rhizopoden (Radiolarien und Thalamophoren). Unter den Gewebe-Zellen des Thierkörpers werden viele Muskelfasern und Nervenfasern länger als ein Decimeter oder selbst als ein Meter. Zu den grössten Zellen gehören die dotter-

reichen Eizellen, so z. B. die gelbe „Dotterkugel“ des Hühner-Eies, die wir nachher besprechen werden (Fig. 14, S. 120).

Ebenso wie die Grösse und Gestalt der Zellen, ist auch ihre Zusammensetzung höchst mannichfaltig. In dieser Beziehung ist es vor Allem wichtig, die activen und passiven Bestandtheile der Elementar-Individuen zu unterscheiden. Nur die ersteren, die activen Zell-Theile, sind wirklich lebendig und verursachen jene wunderbare Erscheinungs-Welt, die wir unter dem Begriff des „organischen Lebens“ zusammenfassen; in erster Linie gehört dazu die innere Kernsubstanz (*Karyoplasma*), in zweiter Linie die äussere Zellsubstanz (*Cytoplasma*). Erst in dritter Linie kommen dann die passiven Zell-Theile in Betracht, die secundär von den letzteren gebildet werden, und die ich im IX. Capitel meiner „Generellen Morphologie“ (p. 279) als Plasma-Producte zusammengefasst habe; diese sind theils äussere (Zellmembranen und Intercellular-Substanzen), theils innere (Zellsaft und Zellinhalt).

Der Zellenkern (*Nucleus* oder *Karyon*) meistens von einfacher rundlicher Form, ist ursprünglich ganz homogen (besonders bei ganz jugendlichen Zellen), und aus gleichartiger Kernsubstanz oder Karyoplasma gebildet (Fig. 2 *k*). Gewöhnlich aber wird der Kern später bläschenförmig, so dass man eine festere Kernbasis oder Kerngrundmasse (*Karyobasis*) und einen weicheren oder flüssigen Kernsaft (*Karyolymphe*) unterscheiden kann. Die Kernbasis bildet die umhüllende Membran des bläschenförmigen Kerns und meistens ein Gerüst oder Netzwerk von verästelten Fäden, welche von der Membran ausgehen und den mit Kernsaft gefüllten Hohlraum des Bläschens durchziehen. Dieses Kerngerüst (*Karyomitoma*) besteht aus zwei verschiedenen Substanzen, von denen die eine (*Chromatin*) durch Carmin und andern Farbstoffe intensiv gefärbt wird, die andere (*Achromin* oder *Linin*) hingegen nicht. In einer Masche des Kerngerüstes (oder auch an der Innenseite der Kernhaut) liegt gewöhnlich ein dunklerer, stark lichtbrechender, fester Körper, der Kernkörper (*Nucleolus*); manche Zellkerne enthalten mehrere Nucleolen (so z. B. das Keimbläschen der Fisch-Eier und der Amphibien-Eier).

Der Zellenleib (*Celleus* oder *Cytosoma*) besteht ursprünglich, und im einfachsten Falle, ebenfalls aus einem gleichartigen, festflüssigen Plasma-Körper, aus der homogenen Zellsubstanz (*Cytoplasma*). Gewöhnlich aber wird nur der kleinere Theil desselben von der lebendigen activen Zellsubstanz gebildet (*Protoplasma*),

hingegen der grössere Theil von todten passiven Plasma-Producten (*Metaplasma*). Unter diesen letzteren kann man zweckmässig äussere und innere unterscheiden. Aeussere Plasma-Producte (nach aussen vom Protoplasma als feste „geformte Substanz“ abgeschieden) sind die Zellhäute (Zell-Membranen) und die Zwischen-Zellmassen (Intercellular-Substanzen). Die inneren Plasma-Producte sind theils flüssiger Zellsaft (*Cytolymphe*),



Fig. 8. **Unreife Eizelle eines Sternthieres** Nach HERTWIG. Der bläschenförmige Kern (das „Keimbläschen“) ist kugelig, halb so gross wie die kugelige Eizelle, und umschliesst ein Kerngerüst, in dessen Knotenpunkt ein dunkler Nucleolus („Keimfleck“) liegt.

theils festere geformte Gebilde (*Paraplasma*). Gewöhnlich sind in den reiferen und differenzirten Zellen diese verschiedenen Bestandtheile des Zellenleibes so angeordnet, dass das Protoplasma (ähnlich wie im bläschenförmigen Kern das Karyoplasma) ein Gerüstwerk bildet (*Cytomitoma*, Filarmasse oder Spongioplasma). Die Lücken dieses Zellgerüstes oder Maschenwerkes werden theils durch den flüssigen Zellsaft ausgefüllt (*Cytolymphe*), theils durch festere geformte Plasma-Producte (Paraplasma oder Interfilarmasse); unter diesen sind von besonderer Wichtigkeit kleine Plasma-Körnchen (*Granula* oder Mikrosomen) und Fettkörner (Liposomen). Ausserdem können aber auch noch viele andere Producte im Cytoplasma abgelagert werden, z. B. Concremente, Krystalle, Drüsen-Körner u. s. w.

Die einfache kugelige Eizelle, von deren Betrachtung wir ausgingen (Fig. 1, 2), behält in vielen Fällen die indifferente Beschaffenheit einer typischen Urzelle bei. Als Gegenstück dazu und als Beispiel einer hoch differenzirten Plastide, wollen wir jetzt einmal zum Vergleich eine grosse Nervenzelle oder Ganglienzelle aus dem Gehirn betrachten. Die Eizelle repräsentirt potentiell das ganze Thier; d. h. sie besitzt die Fähigkeit, aus sich allein den ganzen vielzelligen Thierkörper hervorzubilden; sie ist die gemeinsame Stammmutter aller der Generationen von zahllosen Zellen, die sich zu den verschiedenen Geweben des Thierkörpers ausbilden: sie vereinigt deren verschiedenartige Kräfte in gewissem Sinne in sich, aber nur potentiell, nur der Anlage nach. Im grössten Gegensatze dazu ist die Nervenzelle des Gehirns (Fig. 9) höchst einseitig ausgebildet. Sie vermag nicht gleich der Eizelle zahlreiche Zellen-

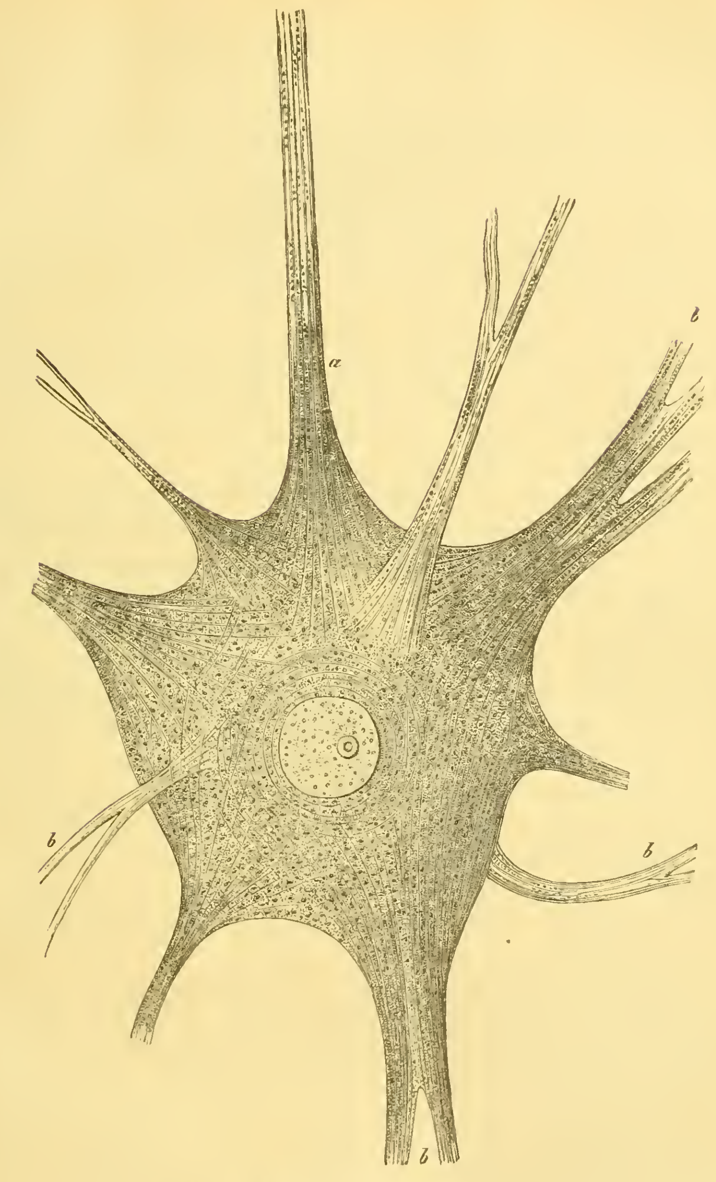


Fig 9. **Eine grosse verästelte Nervenzelle oder „Seelenzelle"** aus dem Gehirn eines elektrischen Fisches (Torpedo), 600mal vergrössert. In der Mitte der Zelle liegt der grosse helle kugelige Kern (*Nucleus*), der ein Kernkörperchen (*Nucleolus*) und in diesem einen Kernpunkt (*Nucleolinus*) umschliesst. Das Protoplasma der Zelle ist in zahllose feine Fäden (oder Fibrillen) zerfallen, die in einer feinkörnigen Zwischensubstanz eingebettet sind und sich in die verästelten Ausläufer der Zelle (*b*) fortsetzen. Ein Ausläufer (*a*) geht in eine Nervenfaser über. (Nach Max Schultze.)

Generationen zu erzeugen, von denen sich die einen zu Hautzellen, die anderen zu Fleischzellen, die dritten zu Knochenzellen u. s. w. umbilden. Dafür hat sich aber die Nervenzelle zur Erfüllung der höchsten Lebensthätigkeit ausgebildet; sie besitzt die Fähigkeit, zu empfinden, zu wollen, zu denken. Sie ist eine wahre Seelenzelle, ein Elementar-Organ der Seelenthätigkeit. Dem entsprechend besitzt sie eine höchst verwickelte, feinere Structur. Unzählige äusserst feine Fäden, vergleichbar den zahlreichen elektrischen Drähten einer grossen Central-Telegraphen-Station, ziehen sich mannichfach durchkreuzt durch das feinkörnige Protoplasma der Nervenzelle hin und begeben sich in die verästelten Ausläufer, die von dieser Seelenzelle ausgehen und sie mit anderen Nervenzellen und Nervenfasern in Verbindung setzen (*a, b*). Kaum können wir die verwickelten Bahnen derselben in der feinkörnigen Grundsubstanz des Cytoplasma-Leibes theilweise annähernd verfolgen.

Hier stehen wir vor einem höchst zusammengesetzten Apparate, dessen feinere Structur wir auch mit Hülfe unserer stärksten Mikroskope kaum begonnen haben zu erkennen, dessen Bedeutung wir überhaupt mehr ahnen als erkennen können. Seine verwickelte Zusammensetzung entspricht der höchst zusammengesetzten psychischen Function. Und dennoch ist auch dieses Elementar-Organ der Seelenthätigkeit, welches sich zu Tausenden in unserem Gehirn findet, weiter Nichts als eine einzige Zelle. Unser ganzes Seelenleben ist weiter Nichts, als das Gesammt-Resultat aus der vereinten Thätigkeit aller dieser Nervenzellen oder Seelenzellen. In der Mitte jener Zelle liegt ein grosser heller Kern, der ein kleines dunkles Kernkörperchen enthält. Auch hier, wie überall, bestimmt der Kern die Individualität der Zelle und beweist, dass das ganze Gebilde trotz seiner verwickelten feineren Structur nur den Formwerth einer einzigen Zelle besitzt.

Im Gegensatz zu dieser höchst entwickelten und höchst einseitig differenzirten Seelenzelle (Fig. 9) ist unsere Eizelle (Fig. 1, 2) noch gar nicht differenzirt. Doch müssen wir auch hier aus ihren Lebenseigenschaften auf eine höchst verwickelte chemische Zusammensetzung ihres Protoplasma-Körpers, auf eine feine Molecular-Structur schliessen, die unserem Auge völlig verborgen ist. Diese hypothetische Molecular-Structur des Plasma wird zwar jetzt allgemein angenommen; sie ist aber niemals wirklich beobachtet und liegt weit jenseits der Grenzen unserer mikroskopischen Wahrnehmung; sie darf ja nicht — wie es oft geschieht — verwechselt werden mit den feineren Plasma-Structuren (Faser-

netzen, Körner-Gruppen, Waben etc.), die wir wirklich mittelst starker Vergrösserungen beobachten können.

Wenn wir die Zellen als die Elementar-Organismen oder Form-Elemente, als die „Individuen erster Ordnung" bezeichneten, so bedarf diese Begriffsbestimmung eigentlich einer Einschränkung. Die Zellen stellen nämlich keineswegs die allerniedrigste Stufe der organischen Individualität dar, wie man gewöhnlich annimmt. Vielmehr giebt es noch einfachere Elementar-Organismen, die wir gleich beiläufig berühren wollen und auf die wir später zurückkommen werden. Das sind die Cytoden: lebende, selbständige Wesen, welche blos aus einem Stückchen Plasson bestehen; ihr ganz homogenes oder gleichartiges Körperchen besteht aus einer eiweissartigen Substanz, welche noch nicht in Karyoplasma und Cytoplasma differenzirt ist, sondern die Eigenschaften beider vereinigt enthält. Solche Cytoden sind z. B. die merkwürdigen Bacterien und die Moneren. (Vergl. den XIX. Vortrag.) Streng genommen müssen wir also sagen: der Elementar-Organismus oder „das Individuum erster Ordnung" tritt in zwei verschiedenen Stufen auf. Die erste und niedrigste Stufe ist die Cytode, die bloss aus einem Stückchen Plasson oder ganz einfachem „Urschleim" besteht. Die zweite und höhere Stufe ist die Zelle, welche bereits in Kernsubstanz und Zellsubstanz, gesondert oder differenzirt ist. Beide Stufen, Cytoden und Zellen, fassen wir unter dem Begriffe der Bildnerinnen oder Plastiden zusammen, weil sie in Wahrheit allein den Organismus bilden [42]. Allein bei den höheren Thieren und Pflanzen kommen solche Cytoden in der Regel nicht vor, sondern nur wirkliche Zellen, die einen Kern enthalten. Hier ist also das Elementar-Individuum immer bereits aus zwei chemisch und morphologisch verschiedenen Theilen zusammengesetzt, aus dem äusseren Zellenleib (*Cytosoma*) und dem inneren Zellenkern (Karyon).

Um sich nun wirklich zu überzeugen, dass jede Zelle ein selbstständiger Organismus ist, braucht man bloss die Lebenserscheinungen und die Entwickelung eines solchen kleinen Wesens zu verfolgen. Man sieht dann, dass dasselbe alle die wesentlichen Lebensthätigkeiten vollzieht, welche der ganze Organismus ausübt, und zwar ebensowohl die animalen als die vegetalen Functionen. Jedes dieser kleinen Wesen wächst und ernährt sich selbstständig. Es nimmt Säfte von aussen auf, die es aus der umgebenden Flüssigkeit aufsaugt: ja die nackten Zellen können sogar feste Körperchen an beliebigen Stellen ihrer Oberfläche aufnehmen, also

„fressen“, ohne dass sie dazu einen besonderen Mund und Magen nöthig hätten (vergl. Fig. 18, S. 127).

Jede einzelne Zelle ist ferner im Stande, sich fortzupflanzen. Diese Vermehrung geschieht in den meisten Fällen durch einfache Theilung, bald direct, bald indirect; die einfache directe (oder „amitotische“) Theilung ist seltener und kommt z. B. bei Blutzellen vor (Fig. 10). Dabei zerfällt zunächst der Kern durch

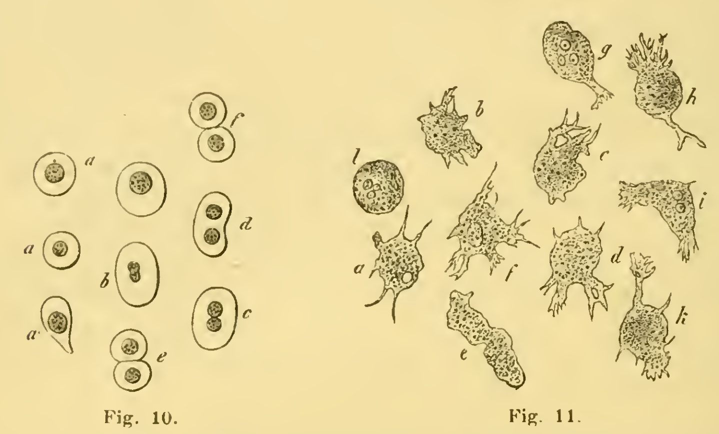


Fig. 10. Fig. 11.

Fig. 10. **Blutzellen, welche sich durch directe Theilung vermehren,** aus dem Blute eines jungen Hirsch-Embryon. Jede Blutzelle hat ursprünglich einen Kern und ist kugelig (*a*). Sobald sie sich vermehren will, zerfällt zunächst der Zellenkern oder Nucleus in zwei Kerne (*b*, *c*, *d*) Dann schnürt sich auch der Protoplasmakörper zwischen den beiden Kernen ein, die sich von einander entfernen (*e*). Endlich wird diese Einschnürung vollständig, und die ganze Zelle zerfällt in zwei Tochterzellen (*f*). (Nach Frey.)

Fig. 11. **Bewegliche Zellen aus einem entzündeten Froschauge** (aus der wässerigen Feuchtigkeit des Auges oder dem Humor aqueus). Die nackten Zellen bewegen sich lebhaft kriechend umher, indem sie Amoeben oder Rhizopoden gleich feine Fortsätze aus ihrem nackten Protoplasmakörper ausstrecken. Diese Fortsätze ändern beständig ihre Zahl, Gestalt und Grösse. Der Kern dieser amoebenartigen Lymphzellen („Wanderzellen oder Planocyten“) ist nicht sichtbar, weil ihn die zahlreichen feinen Körnchen verdecken, die in dem Protoplasma zerstreut sind. (Nach Frey.)

Einschnürung in zwei gleiche Stücke; beide Hälften stossen sich ab, und darauf schnürt sich das Protoplasma zwischen beiden dergestalt ein, dass es ebenfalls in zwei gleiche Stücke auseinandergeht. Viel häufiger ist die indirecte oder „mitotische“ Zelltheilung, bei welcher das Karyoplasma des Kerns und das Cytoplasma des Zellenleibes in eine eigenthümliche Wechselwirkung treten, unter theilweiser Auflösung (*Karyolyse*), Bildung von Fadenknäueln und Schleifen (*Mitose*) und Bewegung der halbirten Plasmakörper gegen zwei polare, sich gegenseitig abstossende Attractions-Centren (*Karyokinese*).

Aber auch mit den animalen Functionen der Bewegung und Empfindung ist die Plastide begabt. Die einzelne Zelle ist im Stande, sich zu bewegen und herumzukriechen, wenn sie Raum zu freier Bewegung hat und nicht durch eine feste Hülle daran gehindert ist; sie streckt dann oberflächlich fingerförmige Fortsätze aus, die sie bald wieder einzieht und wobei sie ihre Form wechselt (Fig. 11). Endlich ist die junge Zelle empfindlich, mehr oder weniger reizbar: auf Einwirkung von chemischen und mechanischen Reizen führt sie gewisse Bewegungen aus. Wir können also der einzelnen Zelle alle die wesentlichen Functionen zuschreiben, die wir unter dem besonderen Gesammtbegriff des Lebens zusammenfassen: Empfindung, Bewegung, Ernährung, Fortpflanzung. Alle diese Eigenschaften, die das vielzellige hochentwickelte Thier besitzt, kommen auch bei der einzelnen Thierzelle schon vor, wenigstens in ihrem Jugendzustande. Ueber diese Thatsache existirt gegenwärtig kein Zweifel mehr, und wir können dieselbe also als die feste und bedeutungsvolle Grundlage unserer physiologischen Auffassung des Elementar-Organismus betrachten.

Ohne uns nun hier weiter auf die höchst interessanten Erscheinungen des Zellenlebens einzulassen, wollen wir sogleich die Anwendung der Zellentheorie auf das Ei versuchen. Hier ergiebt sich nun aus der vergleichenden Untersuchung das hochwichtige Resultat, dass jedes Ei ursprünglich eine einfache Zelle ist. Das ist deshalb von der grössten Bedeutung, weil unsere ganze Ontogenie sich demnach in das Problem auflöst: „Wie entsteht aus einem einzelligen Organismus ein viellzelliger?" Jedes organische Individuum ist ursprünglich eine einfache Zelle und als solche ein Elementar-Organismus, oder ein Individuum erster Ordnung. Erst später entsteht durch Theilung dieser Zelle ein Zellenhaufen, aus dem sich der vielzellige Organismus, ein Individuum höherer Ordnung, hervorbildet.

Wenn wir nun zunächst die ursprüngliche Beschaffenheit der Eizelle selbst etwas näher betrachten, so überzeugen wir uns von der ausserordentlich wichtigen Thatsache, dass in ihrem jugendlichen Zustande die Eizelle bei allen Thieren und beim Menschen dieselbe einfache und indifferente Bildung besitzt (Fig. 12). Wir sind nicht im Stande, irgend welche wesentlichen Unterschiede zwischen ihnen, weder hinsichtlich der äusseren Gestalt noch der inneren Zusammensetzung, aufzufinden. Späterhin sind die Eier, obwohl sie einzellig bleiben, doch sehr verschieden an Grösse und Gestalt, schliessen mannichfaltige Dotter-Körperchen ein, haben ver-

schiedene Umhüllungen u. s. w. Wenn man aber die Eier an ihrer Geburtsstätte aufsucht, da, wo sie entstehen, im Eierstock des weiblichen Thieres, so findet man diese Ur-Eier in den ersten Stadien ihres Lebens immer von derselben Bildung; und zwar stellt jedes Ur-Ei ursprünglich eine ganz einfache, rundliche, nackte, bewegliche Zelle dar, welche keine Membran besitzt; sie besteht bloss aus einem

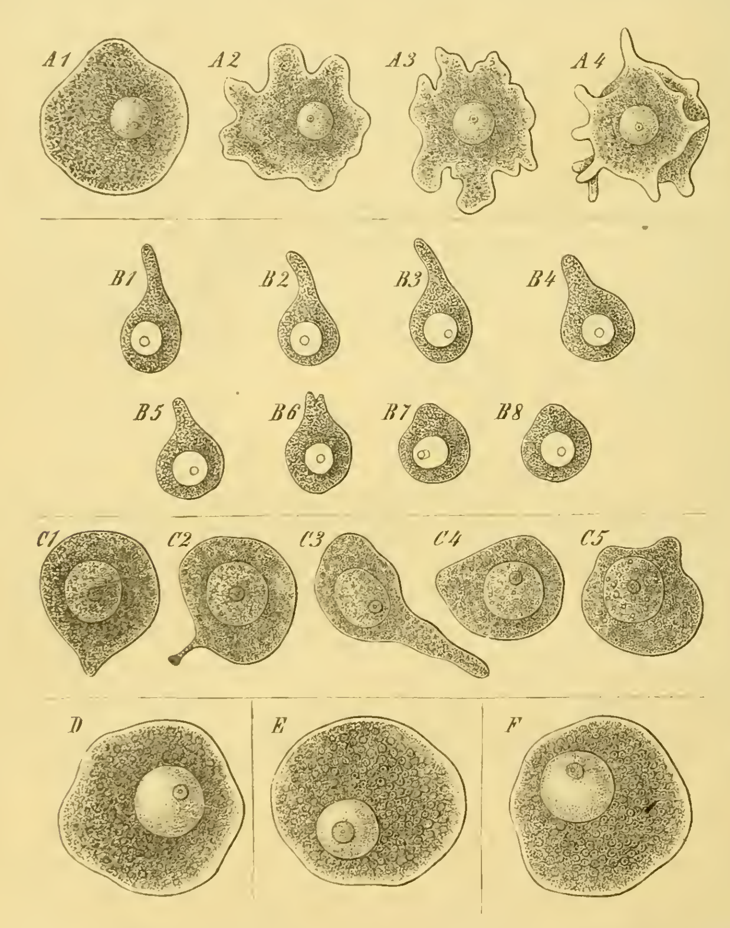


Fig. 12. **Ur-Eier verschiedener Thiere, amoeboide Bewegungen ausführend,** sehr stark vergrössert. Alle Ur-Eier sind nackte formveränderliche Zellen. In dem dunkeln feinkörnigen Protoplasma (Eidotter) liegt ein grosser bläschenförmiger Kern (Keimbläschen), und in diesem ein Kernkörperchen (Keimfleck), in dem oft noch ein Keimpunkt sichtbar ist. Fig. *A* 1—*A* 4. Ein Ur-Ei eines Kalkschwammes (*Leuculmis echinus*), in vier aufeinander folgenden Bewegungs-Zuständen. Fig. *B* 1—*B* 8. Ein Ur-Ei eines Schmarotzer-Krebses (*Chondracanthus cornutus*), in acht aufeinander folgenden Bewegungs-Zuständen. (Nach Eduard Van Beneden.) Fig. *C* 1—*C* 5. Ur-Eier der Katze, in verschiedenen Bewegungs-Zuständen. (Nach Pflüger.) Fig. *D*. Ein Ur-Ei der Forelle. Fig. *E*. Ein Ur-Ei des Hühnchens. Fig. *F*. Ein Ur-Ei des Menschen.

Cytoplasma-Klümpchen und dem davon umschlossenen Nucleus (Fig. 12). Diese beiden Theile führen beim Ei schon seit langer Zeit besondere Namen: man nennt nämlich den Zellenleib hier Dotter (*Vitellus*); und der Zellenkern führt den Namen des Keimbläschens (*Vesicula germinativa*). Der Kern ist bei der Eizelle in der Regel von weicher, meist bläschenartiger Beschaffenheit. Im Innern dieses Bläschens findet sich, wie bei vielen anderen Zellen, ein Kerngerüst und ein drittes, festes Körperchen eingeschlossen, welches man bei gewöhnlichen Zellen das Kernkörperchen nennt (*Nucleolus*). Bei der Eizelle heisst es Keimfleck (*Macula germinativa*). Endlich findet man in vielen Eiern (aber nicht in allen) innerhalb dieses Keimfleckes noch ein innerstes Pünktchen, einen Nucleolinus, welchen man Keimpunkt (*Punctum germinativum*) nennen kann. Indessen haben diese letzteren beiden Theile (Keimfleck und Keimpunkt), wie es scheint, nur eine untergeordnete Bedeutung; von fundamentaler Bedeutung sind nur die beiden ersten Bestandtheile: der Dotter und das Keimbläschen. An dem Dotter ist der active Bildungsdotter (*Protoplasma*) von dem passiven Nahrungsdotter (*Deutoplasma*) wohl zu unterscheiden.

Bei vielen niederen Thieren (z. B. Schwämmen, Polypen, Medusen) behalten die nackten Eizellen ihre ganz einfache ursprüngliche Beschaffenheit bis zur Befruchtung bei. Bei den meisten Thieren aber erleiden sie schon vorher bestimmte Veränderungen: sie erhalten theils bestimmte Zusätze zum Dotter, welche die Ernährung des Eies vermitteln (Nahrungsdotter), theils äussere Hüllen oder Membranen, welche zum Schutze desselben dienen (Eihüllen, Ovolemma oder Prochorion). Eine solche Hülle entsteht bei allen Säugethier-Eiern im Laufe der weiteren Ausbildung. Die kleine Kugel wird mit einer dicken Kapsel von vollkommen durchsichtiger, glasartiger Beschaffenheit umgeben, *Zona pellucida* oder *Ovolemma pellucidum* genannt (Fig. 13). Wenn wir diese letztere recht genau mit dem Mikroskop betrachten, können wir darin sehr feine radiale Striche wahrnehmen, welche die Zona durchziehen und nichts anderes als sehr feine Canäle sind. Das Ei des Menschen ist von dem der meisten anderen Säugethiere sowohl im unreifen als auch im ausgebildeten Zustande nicht zu unterscheiden. Seine Form, seine Grösse, seine Zusammensetzung bleibt überall nahezu dieselbe. In völlig ausgebildetem Zustande beträgt sein Durchmesser durchschnittlich $^{1}/_{10}$ Linie oder 0,2 mm. Wenn man das Säugethier-Ei gehörig isolirt hat und auf einer Glasplatte gegen das Licht hält, kann man es eben mit blossem Auge als feines Pünktchen erkennen.

Dieselbe Grösse haben die Eier der meisten höheren Säugethiere. Fast immer beträgt der Durchmesser der kugeligen Eizelle zwischen $^1/_{20}$ und $^1/_{10}$ Linie (0,1—0,2 mm). Immer hat sie dieselbe Kugelform; immer dieselbe charakteristische dicke Hülle; immer dasselbe helle kugelige Keimbläschen mit seinem dunkeln Keimfleck. Auch

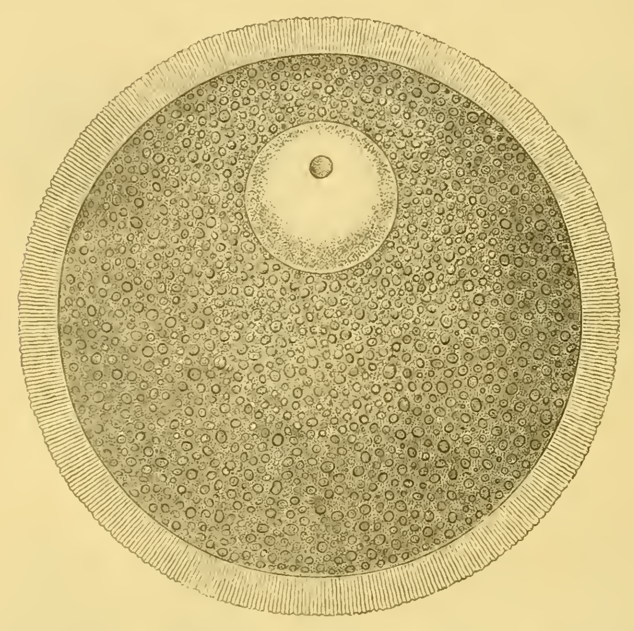


Fig. 13. **Das Ei des Menschen,** aus dem Eierstock des Weibes genommen, 400mal vergrössert. Das ganze Ei ist eine einfache kugelrunde Zelle. Die Hauptmasse der kugeligen Eizelle wird durch den körnigen Eidotter (*Deutoplasma*) gebildet, welcher in dem activen Protoplasma gleichmässig vertheilt ist und aus zahllosen feinen Dotterkörnchen besteht. Oben im Eidotter liegt das helle kugelige Keimbläschen, welches dem Zellkern (Nucleus) entspricht. Dieses enthält ein dunkleres Körnchen, den Keimfleck, welcher das Kernkörperchen (Nucleolus) darstellt. Umschlossen ist der kugelige Dotter von der dicken hellen Eihaut (*Ovolemma* oder Zona pellucida). Diese ist von sehr zahlreichen, radial gegen den Mittelpunkt der Kugel gerichteten haarfeinen Linien durchzogen, den Porencanälen, durch welche bei der Befruchtung die fadenförmigen beweglichen Samenzellen in den Eidotter eindringen.

wenn wir das beste Mikroskop mit der stärksten Vergrösserung anwenden, sind wir nicht im Stande, einen wesentlichen Unterschied zwischen dem Ei des Menschen, des Affen, des Hundes u. s. w. zu entdecken. . Damit soll nicht gesagt sein, dass überhaupt keine Unterschiede zwischen den Eiern dieser verschiedenen Säugethiere existiren. Im Gegentheil müssen wir solche, wenigstens mit Bezug auf die chemische Zusammensetzung, ganz allgemein annehmen.

Auch die Eier der Menschen sind unter sich alle verschieden; denn sonst würde ja nicht aus jedem Ei eine eigenthümliche Person sich entwickeln. Nach dem Gesetze der individuellen Ungleichheit müssen wir voraussetzen, dass „alle organischen Individuen von Beginn ihrer individuellen Existenz an ungleich, wenn auch oft höchst ähnlich sind" (Gen. Morph. Bd. II, S. 202). Freilich sind wir mit unseren rohen und unvollkommenen Hülfsmitteln nicht im Stande, diese feinen individuellen Unterschiede, welche nur in der Molecular-Structur zu suchen sind, wirklich zu erkennen. Für die gemeinsame Abstammung des Menschen und der übrigen Säugethiere bleibt aber trotzdem die auffallende morphologische Aehnlichkeit ihrer Eier, die uns als völlige Gleichheit erscheinen kann, sehr beweisend. Denn die gleiche Keimform lässt auf eine gemeinsame Stammform schliessen. Hingegen sind auffallende Eigenthümlichkeiten vorhanden, durch welche man sehr leicht das reife Ei der Säugethiere von dem reifen Ei der Vögel, der Amphibien, der Fische und anderer Wirbelthiere unterscheiden kann (vergl. den Schluss des XXIX. Vortrages).

Besonders verschieden ist das reife Vogel-Ei (Fig. 14). In ihrer ersten Jugend freilich, als Ur-Ei (Fig. 12 *E*), ist auch diese Eizelle derjenigen der Säugethiere (Fig. 12 *F*) ganz ähnlich. Allein später nimmt sie noch innerhalb des Eileiters eine Masse von Nahrung in sich auf und verarbeitet diese zu dem bekannten mächtigen gelben Dotter. Wenn man ein ganz junges Ei im Eierstocke des Huhnes untersucht, so findet man eine einfache, kleine, nackte, amoeboide Zelle, ganz gleich den jungen Eizellen anderer Thiere (Fig. 12). Später wächst es aber so beträchtlich, dass es sich zu der bekannten gelben Dotterkugel ausdehnt. Der Kern der Eizelle oder das Keimbläschen wird dadurch ganz an die Oberfläche der kugeligen Eizelle gedrängt und ist hier in eine geringe Menge von hellerem, sogenanntem weissen Dotter eingebettet. Dieser bildet daselbst einen kreisrunden weissen Fleck, der unter dem Namen des Hahnentritts oder der Einarbe (*Cicatricula*) bekannt ist (Fig. 14 *b*). Von der Narbe aus setzt sich ein dünner Strang von weisser Dottermasse durch den gelben Dotter hindurch bis zur Mitte der kugeligen Zelle fort, wo er in eine kleine centrale Kugel (die fälschlich sogenannte Dotterhöhle oder *Latebra*, Fig. 14 *d'*) anschwillt. Die gelbe Dottermasse, welche diesen weissen Dotter umgiebt, erscheint am erhärteten Ei concentrisch geschichtet (*c*). Aeusserlich ist der gelbe Dotter von einer zarten structurlosen Dotterhaut (*Membrana vitellina*) umgeben (*a*).

Da die grosse gelbe Eizelle des Vogels bei den grössten Vögeln mehrere Zoll Durchmesser erreicht und bläschenförmige Dotterkörperchen einschliesst, glaubte man früher, sie nicht als einfache Zelle betrachten zu dürfen. Indessen wurde dieser Irrthum, welcher HIS und andere Embryologen zu ganz falschen Schlüssen noch neuerdings verleitete, schon vor dreissig Jahren durch GEGENBAUR

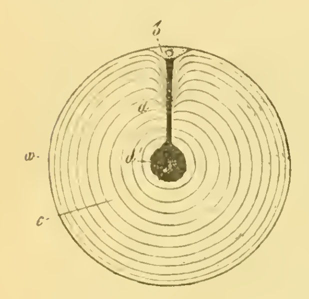


Fig. 14. **Eine reife Eizelle aus dem Eierstock eines Huhnes.** Der gelbe Nahrungsdotter (*c*) ist aus vielen concentrischen Schichten (*d*) zusammengesetzt und von einer dünnen Dotterhaut (*a*) umhüllt. Der Zellenkern oder das Keimbläschen liegt oben in der Einarbe (*b*). Von da setzt sich der weisse Dotter bis in die centrale Dotterhöhle fort (*d'*). Doch sind beide Dotterarten nicht scharf geschieden.

widerlegt. Die unbefruchtete und ungetheilte Eizelle des Vogels bleibt mit ihrem einfachen Kerne eine wirkliche Zelle, mag dieselbe noch so sehr durch Production gelber Dottermasse anwachsen. Jedes Thier, welches einen einzigen Zellenkern enthält, jede Amoebe, jede Gregarine, jedes Infusionsthierchen, ist einzellig, und bleibt einzellig, wenn es auch noch so viel verschiedene Stoffe frisst. Ebenso bleibt die Eizelle eine einfache Zelle, mag sie später noch so viel gelben Nahrungsdotter im Innern ihres Protoplasma anhäufen. GEGENBAUR und VAN BENEDEN haben dies in ihren trefflichen Arbeiten über die Eier der Wirbelthiere klar nachgewiesen [43]).

Anders verhält sich das Vogel-Ei natürlich, sobald es befruchtet wird. Dann zerfällt sein Zellenkern durch wiederholte Theilung in viele Kerne, und ebenso theilt sich entsprechend das Protoplasma der Narbe oder des Hahnentrittes, welches dieselben umgiebt. Dann besteht das Vogel-Ei aus so vielen Zellen, als Kerne in der Narbe vorhanden sind. An dem befruchteten und gelegten Vogel-Ei, das wir täglich verzehren, ist daher die gelbe Dotterkugel bereits ein vielzelliger Körper. Ihre Narbe ist aus vielen Zellen zusammengesetzt und wird nun als Keimscheibe (oder *Discus blastodermicus*) bezeichnet. Wir kommen im IX. Vortrage darauf zurück.

Nachdem das reife Vogel-Ei (Fig. 14) aus dem Eierstock ausgetreten und im Eileiter befruchtet worden ist, umgiebt sich dasselbe mit verschiedenen Hüllen, die von der Wand des Eileiters ausgeschieden werden. Zunächst um die gelbe Dotterkugel lagert sich die mächtige klare Eiweissschicht ab; ferner die äussere harte

Kalkschale, an der innen noch eine feine Schalenhaut anliegt. Alle diese nachträglich um das Ei gebildeten Hüllen und Zusätze sind für die Bildung des Embryo von keiner Bedeutung; es sind Theile, die nur zum Schutze der ursprünglichen einfachen Eizelle dienen. Auch bei anderen Thieren finden wir oft ausserordentlich grosse Eier mit mächtigen Hüllen, z. B. beim Haifische. Auch hier ist ursprünglich das Ei eigentlich ganz dasselbe wie beim Säugethier, nämlich eine ganz einfache nackte Zelle. Dann aber wird auch hier, wie beim Vogel, eine beträchtliche Quantität von Nahrungsdotter innerhalb des ursprünglichen Eidotters angesammelt: Proviant für den entstehenden Embryo; aussen um das Ei werden verschiedene Hüllen gebildet. Aehnliche innere und äussere Zugaben erhält die Eizelle auch bei vielen anderen Thieren. Dieselben haben aber überall nur eine physiologische, keine morphologische Bedeutung; sie sind von keinem directen Einfluss auf die Gestaltung des Keimes selbst. Theils werden sie als Nahrungsmittel vom Embryo verzehrt theils dienen sie nur als schützende Umhüllung desselben. Daher können wir sie hier ganz ausser Acht lassen, und wollen uns nur an das Wichtigste halten: an die wesentliche Gleichheit der ursprünglichen Eizelle beim Menschen und bei den übrigen Thieren (Fig. 12).

Lassen Sie uns nun hier zum ersten Male von unserem biogenetischen Grundgesetze Gebrauch machen und unmittelbar dieses fundamentale Causal-Gesetz der Entwickelungsgeschichte auf die Eizelle des Menschen anwenden. Wir kommen dann zu einem höchst einfachen, aber höchst bedeutsamen Schlusse. Aus der einzelligen Beschaffenheit des menschliches Eies und des Eies der übrigen Thiere folgt nach dem biogenetischen Grundgesetze unmittelbar der Schluss, dass alle Thiere mit Inbegriff des Menschen ursprünglich von einem einzelligen Organismus abstammen. Wenn wirklich jenes Grundgesetz wahr ist, wenn wirklich die Keimesgeschichte ein Auszug oder eine verkürzte Wiederholung der Stammesgeschichte ist (— und wir können nicht daran zweifeln —), dann müssen wir aus der Thatsache, dass alle Eier ursprünglich einfache Zellen sind, nothwendig die Folgerung ziehen, dass alle vielzelligen Organismen ursprünglich von einzelligen Organismen abstammen. Da nun aber die ursprüngliche Eizelle beim Menschen und allen Thieren dieselbe einfache und indifferente Beschaffenheit besitzt, so werden wir auch mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen dürfen, dass jene einzellige Stammform der

gemeinsame einzellige Stamm-Organismus für das ganze Thierreich, den Menschen mit inbegriffen war. Doch erscheint uns diese letztere Hypothese keineswegs so nothwendig und so absolut sicher, wie jene erste Folgerung.

Der Rückschluss aus der einzelligen Keimform auf die einzellige Stammform ist so einfach, aber doch auch so bedeutungsvoll, dass nicht genug Gewicht auf denselben gelegt werden kann. Wir müssen daher zunächst die Frage aufwerfen, ob es vielleicht noch heutzutage einzellige Organismen giebt, aus deren Form wir annähernd auf die einzellige Ahnenform der vielzelligen Organismen schliessen dürfen. Die Antwort auf diese Frage lautet: Allerdings! Ganz gewiss giebt es noch jetzt einzellige Organismen, die ihrer ganzen Beschaffenheit nach eigentlich weiter nichts als eine permanente Eizelle sind. Es giebt selbständige einzellige Organismen von einfachster Beschaffenheit, die sich nicht weiter entwickeln, die als einfache nackte Zellen ihr ganzes Leben vollbringen und sich als solche fortpflanzen, ohne zu weiterer Ausbildung zu gelangen. Wir kennen jetzt eine grosse Anzahl solcher einzelliger Organismen, z. B. die Gregarinen, Flagellaten, Acineten, Infusorien u. s. w. Indessen einer unter ihnen interessirt uns vor allen anderen, weil er bei jener Frage sofort in den Vordergrund tritt, und als die der wirklichen Stammform am meisten sich annähernde einzellige Urform angesehen werden muss. Dieser Organismus ist die Amoebe.

Unter dem Namen Amoeba fasst man schon seit langer Zeit eine Anzahl von mikroskopischen einzelligen Organismen zusammen, welche keineswegs selten sind, sondern im Gegentheil sehr verbreitet vorkommen, namentlich im süssen Wasser, aber auch im Meere; neuerdings hat man sie auch als Bewohner der feuchten Erde kennen gelernt. Wenn man eine solche lebende Amoebe in einem Tropfen Wasser unter das Mikroskop bringt und bei starker Vergrösserung betrachtet, so erscheint dieselbe gewöhnlich als ein rundliches Körperchen von ganz unregelmässiger und wechselnder Form (Fig. 15, 16). In der weichen, schleimigen, halbflüssigen Körpermasse, die aus Protoplasma besteht, bemerken wir weiter nichts, als ein darin eingeschlossenes, festeres oder bläschenförmiges Körperchen, den Zellenkern. Dieser einzellige Körper bewegt sich nun selbstständig und kriecht auf dem Glase, auf welchem wir ihn betrachten, nach verschiedenen Richtungen umher. Die Ortsbewegung geschieht dadurch, dass der formlose Körper an verschiedenen Theilen seines Umfanges fingerartige Fortsätze ausstreckt, welche

in langsamem, aber beständigem Wechsel begriffen sind, und die übrige Körpermasse nach sich ziehen. Nach einiger Zeit kann das Schauspiel sich ändern: die Amoebe steht plötzlich still, zieht ihre Fortsätze ein und nimmt Kugelgestalt an. Bald aber beginnt sich das Schleimkügelchen wieder auszubreiten, nach einer anderen Richtung hin Fortsätze auszustrecken und sich aufs Neue fortzubewegen. Diese veränderlichen Fortsätze heissen Scheinfüsse oder Pseudopodien, weil sie sich physiologisch wie Füsse verhalten und doch keine besonderen Organe in morphologischem Sinne sind. Denn sie vergehen ebenso rasch, als sie entstehen, und sind weiter nichts als veränderliche Erhebungen der halbflüssigen, homogenen und structurlosen Körpermasse.

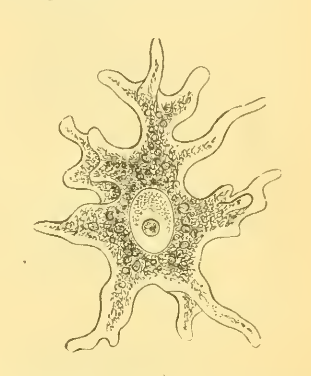


Fig. 15. **Eine kriechende Amoebe** (stark vergrössert). Der ganze Organismus hat den Formenwerth einer einfachen nackten Zelle und bewegt sich mittelst der veränderlichen Fortsätze umher, welche von seinem Protoplasma-Körper ausgestreckt und wieder eingezogen werden. Im Innern desselben ist der rundliche Zellenkern oder Nucleus mit seinem Kernkörperchen verborgen.

Wenn man eine solche kriechende Amoebe mit einer Nadel berührt oder wenn man einen Tropfen Säure dem Wasser zusetzt, so zieht in Folge dieses mechanischen oder chemischen Reizes der ganze Körper sich sofort zusammen. Gewöhnlich nimmt der Körper dann wieder Kugelgestalt an. Unter gewissen Umständen, z. B. wenn die Verunreinigung des Wassers länger andauert, beginnt auch wohl die Amoebe sich einzukapseln. Sie schwitzt eine homogene Hülle oder Kapsel aus, die alsbald erhärtet, und erscheint nun im Ruhezustand als eine kugelige Zelle, die von einer schützenden Membran umgeben ist. Ihre Nahrung nimmt die einzellige Amoebe entweder dadurch auf, dass sie unmittelbar aus dem Wasser aufgelöste Stoffe durch Imbibition aufsaugt, oder dadurch, dass sie fremde feste Körperchen, mit denen sie in Berührung kommt, in sich hineindrückt. Dies letztere kann man jeden Augenblick beobachten, indem man sie zum Fressen nöthigt. Wenn man fein pulverisirte Farbstoffe, z. B. Carmin, Indigo, sehr fein zertheilt in das Wasser bringt, dann sieht man, wie der weiche Körper der Amoebe diese Farbstoffkörnchen in sich hineindrückt, wie die weiche Zellsubstanz über den Körnchen zusammenfliesst. Die Amoebe kann so auf jeder Stelle ihrer Körperoberfläche Nahrung aufnehmen, ohne

dass irgend welche besonderen Organe der Nahrungsaufnahme und Verdauung existiren, ohne dass ein wahrer Mund und ein wirklicher Darm vorhanden sind.

Indem nun die Amoebe auf solche Weise Nahrung aufnimmt und die gefressenen Körperchen in ihrem Protoplasma auflöst, wächst sie; und nachdem sie durch fortgesetzte Nahrungsaufnahme ein gewisses Maass des Umfangs erreicht hat, tritt ihre Fortpflanzung ein. Diese geschieht in der einfachsten Weise durch Theilung (Fig. 16). Zunächst zerfällt der innere Kern in zwei gleiche Stücke. Dann theilt sich auch das Protoplasma zwischen den beiden neuen Kernen, und die ganze Zelle zerfällt in zwei Tochterzellen, indem das Protoplasma um jeden der beiden Kerne sich ansammelt. Die dünne Brücke von Protoplasma, welche die beiden Tochterzellen anfangs noch verbindet, reisst bald durch. Wir finden hier die einfache Form der directen Kerntheilung. Ohne Mitose oder Fadenbildung zerfällt zunächst der homogene Zellenkern unmittelbar in zwei Hälften; diese stossen sich ab und wirken als Anziehungspunkte auf die umgebende Zellsubstanz oder das Protoplasma.

Obgleich die Amoebe also weiter nichts als eine einfache Zelle ist, so zeigt sie sich dennoch im Stande, alle Functionen des vielzelligen Organismus für sich zu vollziehen. Sie bewegt sich kriechend, sie empfindet, sie ernährt sich, sie pflanzt sich fort. Es giebt Arten von solchen Amoeben, die man mit blossem Auge ganz gut sehen kann; die meisten Arten aber sind mikroskopisch klein. Weshalb wir nun gerade die Amoeben als diejenigen einzelligen Organismen betrachten, deren phylogenetische Beziehungen zur Eizelle besonders wichtig sind, das ergiebt sich aus folgenden Thatsachen. Bei vielen niederen Thieren bleibt die Eizelle bis zur Befruchtung in ihrem ursprünglichen nackten Zustande, bekommt keine Hüllen und ist dann oft gar nicht von einer gewöhnlichen Amoebe zu unterscheiden. Gleich der letzteren können auch diese nackten Eizellen Fortsätze ausstrecken und sich als Wanderzellen umherbewegen. Bei den Schwämmen oder Spongien kriechen diese beweglichen Eizellen im mütterlichen Organismus wie selbstständige Amoeben frei umher (Fig. 17). Sie sind hier schon von früheren Naturforschern beobachtet, aber für fremde Organismen, nämlich für parasitische Amoeben gehalten worden, die als schmarotzende Eindringlinge im Körper des Schwammes leben. Erst später hat man erkannt, dass diese angeblichen einzelligen Parasiten oder Schmarotzer nichts weiter sind, als die Eizellen des Schwammes

selbst. Dieselbe merkwürdige Erscheinung finden wir auch bei anderen niederen Thieren, z. B. bei den zierlichen glockenförmigen Pflanzenthieren, die wir Polypen und Medusen nennen; auch bei ihnen bleiben die Eier nackte, hüllenlose Zellen, welche amoeben-

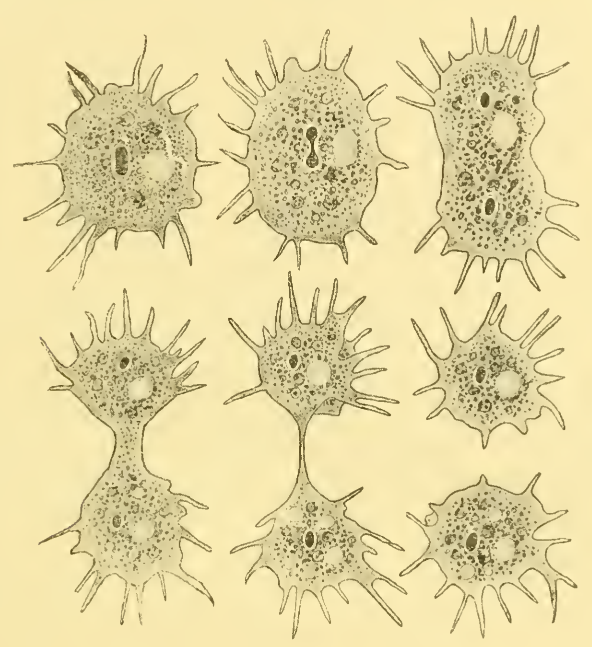


Fig. 16.

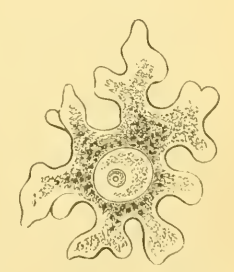


Fig. 17.

Fig. 16. **Theilung einer einzelligen Amoebe** (*Amoeba polypodia*), in sechs Stadien. Nach F. E. Schulze. Der dunkle Fleck ist der Zellenkern, der helle Fleck eine contractile Vacuole im Protoplasma. Letztere theilt sich ebenfalls.

Fig. 17. **Eizelle eines Kalkschwammes** (Olynthus). Die Eizelle bewegt sich kriechend im Körper des Schwammes umher, indem sie formwechselnde Fortsätze ausstreckt. Sie ist von einer gewöhnlichen Amoebe nicht zu unterscheiden.

artige Fortsätze ausstrecken, sich ernähren und bewegen; nach erfolgter Befruchtung geht aus ihnen durch wiederholte Theilung unmittelbar wieder der vielzellige Organismus hervor.

Es ist also gewiss keine gewagte Hypothese, sondern eine ganz nüchterne Schlussfolgerung, wenn wir gerade die Amoebe als

denjenigen einzelligen Organismus betrachten, welcher uns eine ungefähre Vorstellung von der alten gemeinsamen einzelligen Stammform aller Metazoen oder vielzelligen Thiere giebt. Die nackte einfache Amoebe besitzt einen indifferenteren und ursprünglicheren Charakter als alle anderen Zellen. Dazu kommt noch der Umstand, dass auch im erwachsenen Körper der vielzelligen Thiere durch neuere Untersuchungen überall solche amoebenartige Zellen nachgewiesen worden sind. Sie finden sich z. B. im Blute des Menschen neben den rothen Blutzellen als sogenannte farblose Blutzellen; ebenso bei allen anderen Wirbelthieren. Auch bei vielen Wirbellosen kommen sie vor, z. B. im Blute der Schnecken; und hier habe ich schon 1859 nachgewiesen, dass auch diese farblosen Blutzellen, ganz gleich den selbstständigen Amoeben, geformte feste Körperchen aufnehmen, also fressen können (Phagocyten, Fig. 18). Neuerdings hat man die Erfahrung gemacht, dass viele verschiedene Zellen, wenn sie nur Raum haben, im Stande sind, dieselben Bewegungen auszuführen, umherzukriechen, zu fressen und sich durchaus wie Amoeben zu verhalten (Fig. 11). Auch hat sich herausgestellt, dass solche Wanderzellen oder Planocyten eine grosse Rolle in der Physiologie und Pathologie des Menschen spielen (als Transport-Mittel von Nahrung, ansteckenden Krankheitsstoffen, Bacterien u. s. w.).

Die Fähigkeit zu diesen charakteristischen amoebenartigen Bewegungen der nackten Zellen beruht auf der Contractilität (oder automatischen Beweglichkeit) des Protoplasma. Dieselbe scheint eine allgemeine Lebenseigenschaft aller jugendlichen Zellen zu sein. Wo dieselben nicht von einer festen Membran umschlossen oder in ein „Zellengefängniss“ eingesperrt sind, da können sie auch solche „amoeboide Bewegungen“ ausführen. Das gilt von den nackten Eizellen so gut wie von den anderen nackten Zellen, von den „Wanderzellen“ verschiedener Art im Bindegewebe, von Mesenchym-Zellen, Lymphzellen, Schleimzellen u. s. w.

Durch unsere Untersuchung der Eizelle und ihre Vergleichung mit der Amoebe haben wir sowohl für die Keimesgeschichte wie für die Stammesgeschichte des Menschen eine vollkommen sichere und höchst werthvolle Grundlage gewonnen. Wir sind dadurch zu der Ueberzeugung gelangt, dass das menschliche Ei eine ganz einfache Zelle ist, dass sich diese Eizelle von derjenigen der übrigen Säugethiere nicht wesentlich unterscheidet, und dass wir daraus auf eine uralte einzellige Stammform zurückschliessen dürfen, die einer Amoebe im Wesentlichen gleich gebildet war.

Die Behauptung, dass die ältesten Vorfahren des Menschengeschlechts solche einfache Zellen waren, und gleich der Amoebe ihr selbstständiges einzelliges Dasein führten, ist nicht allein als eine leere naturphilosophische Träumerei verspottet, sondern auch in theologischen Zeitschriften als „abscheulich, empörend und unsittlich“ mit Entrüstung zurückgewiesen worden. Wie ich aber schon 1870 in meinen Vorträgen „über die Entstehung und den Stammbaum des Menschengeschlechts“ bemerkt habe, muss dieselbe fromme Entrüstung dann mit gleichem Rechte auch die „abscheuliche, em-

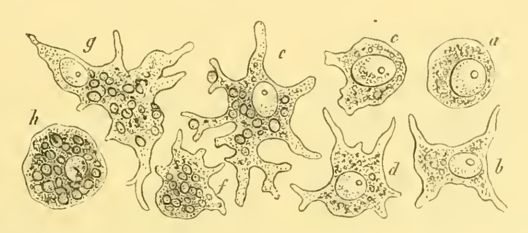


Fig. 18. **Fressende Blutzellen oder „Phagocyten“ einer nackten Seeschnecke (Thetis)** stark vergrössert. An den Blutzellen dieser Schnecke ist von mir zum ersten Male die wichtige Thatsache beobachtet worden, dass „die Blutzellen der wirbellosen Thiere hüllenlose Protoplasmaklumpen sind, und mittelst ihrer eigenthümlichen Bewegungen, wie die Amoeben, feste Stoffe in sich aufnehmen“, also „fressen“ können. Ich hatte (am 10. Mai 1859) in Neapel die Blutgefässe einer solchen Schnecke mit pulverisirtem und in Wasser fein zertheiltem Indigo injicirt und war nicht wenig erstaunt, nach einigen Stunden die Blutzellen selbst mit den feinen Indigo-Körnchen mehr oder weniger gefüllt zu finden. Bei wiederholten Injections-Versuchen gelang es mir, „die Aufnahme der Farbstofftheilchen selbst in das Innere der Blutzellen zu beobachten, welche ganz in der gleichen Weise wie bei den Amoeben erfolgt“. Das Nähere darüber habe ich in meiner Monographie der Radiolarien mitgetheilt (1862, S. 104. 105).

pörende und unsittliche“ Thatsache treffen, dass sich jedes menschliche Individuum aus einer einfachen Eizelle entwickelt, dass diese menschliche Eizelle nicht von derjenigen der übrigen Säugethiere zu unterscheiden und in ihrer frühesten Jugend einer nackten Amoebe gleich ist. Diese Thatsache können wir jeden Augenblick unter dem Mikroskope demonstriren, und es hilft Nichts, wenn man sich vor dieser „unsittlichen“ Thatsache die Augen zuhält. Sie bleibt ebenso unwiderleglich, wie die wichtigen Folgeschlüsse, welche wir daran geknüpft haben, und wie „die Wirbelthier-Natur des Menschen“ (XI. Vortrag).

Die ausserordentliche Bedeutung, welche die Zellentheorie für unsere gesammte Auffassung der organischen Natur gewonnen hat, zeigt sich hier in voller Klarheit. Die „Stellung des Menschen in der Natur“ wird elementar durch dieselbe erklärt. Ohne die Zellenlehre bleibt uns der Mensch ein unverständliches Räthsel.

Deshalb sollten die Philosophen, und insbesondere die Psychologen, vor Allem sich mit der Zellentheorie gründlich vertraut machen. Denn die Menschen-Seele wird nur durch die Zellen-Seele wahrhaft verstanden, und deren einfachste Form offenbart sich in der Amoebe. Nur Derjenige, der die einfachen Seelenthätigkeiten der einzelligen Urthiere und ihre stufenweise Entwickelung in der Reihe der niederen Thiere kennt, wird begreifen, wie sich daraus allmählig die verwickelten Seelen-Functionen der höheren Wirbelthiere, und an ihrer Spitze des Menschen, hervorbilden konnten. Die sogenannten „Psychologen von Fach", denen jene unentbehrliche zoologische Vorbildung fehlt, sind dazu nicht im Stande.

Die noch heute lebenden Amoeben und die verwandten einzelligen Organismen: Arcellen, Gregarinen u. s. w., sind für jene Folgeschlüsse deshalb von hohem Interesse, weil sie uns die einzelne Zelle in permanenter Selbstständigkeit vorführen, als autonome Zelle. Hingegen ist der Organismus des Menschen und der höheren Thiere nur in seinem frühesten Jugendzustande einzellig. Sobald aber die Eizelle befruchtet ist, vermehrt sie sich durch Theilung und bildet eine Gemeinde oder Colonie von vielen socialen Zellen, ein Coenobium. Diese sondern oder differenziren sich, und durch Arbeitstheilung der Zellen, durch verschiedenartige Ausbildung derselben entstehen dann die mannichfachen Gewebe, welche die verschiedenen Organe zusammensetzen. Der entwickelte vielzellige Organismus des Menschen und aller höheren Thiere und Pflanzen stellt dann ein Histon oder einen „Gewebe-Körper" dar, eine staatliche Gemeinschaft, die sich aus mannichfaltigen Gewebe-Zellen zusammensetzt. Die zahlreichen einzelnen Individuen dieses Histon können zwar sehr verschieden ausgebildet sein, waren aber doch ursprünglich nur ganz einfache Zellen von gleichartiger Beschaffenheit. (Vergl. über die Zusammensetzung der Zelle die zweite Tabelle, S. 152.)

Siebenter Vortrag.

Die Befruchtung.

„Wenn der Naturforscher dem Gebrauche der Geschichtsschreiber und Kanzelredner zu folgen liebte, ungeheure und in ihrer Art einzige Erscheinungen mit dem hohlen Gepränge schwerer und tönender Worte zu überziehen, so wäre hier der Ort dazu; denn wir sind an eines der grossen Mysterien der thierischen Natur getreten, welche die Stellung des Thieres gegenüber der ganzen übrigen Erscheinungswelt enthalten. Die Beziehungen des Mannes und des Weibes zur Eizelle zu erkennen, heisst fast so viel, als alle jene Mysterien lösen. Die Entstehung und Entwickelung der Eizelle im mütterlichen Körper, die Uebertragung körperlicher und geistiger Eigenthümlichkeiten des Vaters durch den Samen auf dieselbe berühren alle Fragen, welche der Menschengeist je über des Menschen Sein aufgeworfen hat.“

Rudolf Virchow (1848)

Wesen des Befruchtungs-Vorganges. Copulation der beiderlei Geschlechtszellen. Eindringen der männlichen Spermazelle. Empfängniss der weiblichen Eizelle. Verschmelzung der beiderlei Zellkerne. Neubildung der Stammzelle. Befruchtung und Vererbung. Befruchtung und Unsterblichkeit.

Inhalt des siebenten Vortrages.

Die Bedeutung der geschlechtlichen Zeugung. Wesen der Befruchtung: Verschmelzung der weiblichen Eizelle und der männlichen Spermazelle. Verschiedene Formen der Spermidien oder Spermazellen (gewöhnlich stecknadelförmige Geisselzellen). Theorie der Samenthierchen (Spermatozoa). Vererbung von beiden Eltern-Zellen. Die neugebildete Stammzelle oder Cytula. Ihr Zwitter-Charakter. Reifungsvorgänge der Eizelle: Auflösung des Keimbläschens und Ausstossung des Richtungskörpers. Eindringen einer Spermazelle in den Leib der Eizelle; Bewegung und Verschmelzung der beiden Vorkerne. Entstehung des Stammkerns (Archikaryon), des Trägers der Vererbung. Aeltere Theorien der Befruchtung. Bedeutung und gleiche Betheiligung der beiderlei Geschlechtszellen. Männliche Microsporen und weibliche Macrosporen. Ueberfruchtung oder Polyspermie der chloroformirten Eizelle. Bedeutung dieser Thatsachen für die Psychologie, die Theorie der Zellseele und der persönlichen Unsterblichkeit. Alles Persönliche und Individuelle ist vergänglich.

Litteratur:

Oscar Hertwig, 1875—1890. *Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morpholog. Jahrb. Bd. I, III, IV etc.*

Eduard Van Beneden, 1875—1887. *La maturation de l'oeuf et la fécondation des mammifères etc.* (*Archives de Biologie, Tom. I—IV etc.*)

Eduard Strasburger, 1876. *Ueber Zellbildung, Zelltheilung und Befruchtung* (*III. Aufl.* 1880).

Otto Bütschli, 1876. *Studien über die ersten Entwickelungs-Vorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien.*

Emil Selenka, 1878. *Befruchtung des Eies von Toxopneustes.*

C. Kupffer *und* **B. Benecke**. 1878. *Der Vorgang der Befruchtung am Ei der Neunaugen.*

A. Weismann, 1883—1889 *Ueber die Vererbung, die Bildung der Richtungskörper u. s. w.*

A. Kölliker, 1885, 1886. *Das Karyoplasma und die Vererbung* (*in Zeitschr. für Wissensch. Zoologie, Bd.* 42, 44).

Oscar Hertwig *und* **Richard Hertwig**, 1885—1890. *Experimentelle Studien am thierischen Ei.* (*Jena. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XVIII—XXIV etc.*)

Theodor Boveri, 1886—1890 *Zellen-Studien* (*Befruchtung, Richtungskörper u. s. w.*).

VII.

Meine Herren!

Die feste Grundlage aller Untersuchungen über Anthropogenie bildet die ontogenetische Erkenntniss, dass jeder Mensch im Beginne seiner individuellen Existenz eine einfache Zelle ist. Aus dieser Thatsache durften wir nach unserem biogenetischen Grundgesetze den bedeutungsvollen phylogenetischen Schluss ziehen, dass auch die ältesten Vorfahren des Menschen-Geschlechts einfache einzellige Organismen waren; und unter diesen Protozoen konnten wir die indifferente Amoeben-Form als besonders wichtig bezeichnen (vergl. den VI. Vortrag). Die einstige Existenz solcher einzelligen Stammformen folgt unmittelbar aus den Erscheinungen, welche uns noch heute die befruchtete Eizelle in jedem Augenblick darbietet. Denn die Entwickelung des vielzelligen Organismus aus der letzteren, die Bildung der Keimblätter und der Gewebe erfolgt beim Menschen nach denselben Gesetzen, wie bei allen höheren Thieren. Es wird daher unsere nächste Aufgabe sein, die befruchtete Eizelle noch näher ins Auge zu fassen und den Process der Befruchtung, durch welchen dieselbe entsteht.

Der Vorgang der Befruchtung oder der geschlechtlichen Zeugung gehört zu jenen Erscheinungen, die man vorzugsweise mit dem mystischen Nebelschleier eines übernatürlichen Wunders zu umhüllen liebt. Wir werden aber gleich sehen, dass derselbe ein rein mechanischer Natur-Process ist und sich auf bekannte physiologische Functionen zurückführen lässt. Auch erfolgt die *Amphigonie* oder die geschlechtliche Zeugung beim Menschen genau in derselben Weise und mit Hülfe derselben Organe, wie bei allen übrigen Säugethieren. Die Paarung einer männlichen und einer weiblichen Person hat hier wie dort wesentlich den Zweck, die befruchtende Masse des männlichen Samens oder Sperma in den weiblichen Körper einzuführen, in dessen Geschlechts-Canälen

sie mit dem austretenden Ei zusammentrifft. Hier erfolgt durch deren Vermischung die Befruchtung.

Zunächst ist nun hier zu bemerken, dass dieser wichtige Vorgang keineswegs so allgemein in der Thier- und Pflanzenwelt verbreitet ist, wie man gewöhnlich annimmt. Vielmehr giebt es eine sehr grosse Anzahl von niederen Organismen, die sich immer nur ungeschlechtlich vermehren, z. B. die Amoeben, Gregarinen, Foraminiferen, Radiolarien, Myxomyceten u. s. w. Bei diesen findet keinerlei Art von Befruchtung statt; die Vermehrung der Individuen und die Erhaltung der Art beruht bei ihnen bloss auf der ungeschlechtlichen Zeugung, die bald als Theilung, bald als Knospenbildung, bald als Sporenbildung auftritt. Die Copulation von zwei verwachsenden Zellen, welche hier oft die Vermehrung einleitet, kann erst dann als sexueller Act betrachtet werden, wenn die beiden copulirenden Plastiden von ungleicher Grösse oder Structur sind (Microsporen und Macrosporen). Hingegen ist bei allen höheren Organismen, sowohl Thieren als Pflanzen, die geschlechtliche Fortpflanzung die allgemeine Regel, und die ungeschlechtliche Vermehrung der Personen kommt daneben entweder gar nicht oder nur selten vor. Insbesondere findet sich bei den Wirbelthieren niemals „Jungfrauenzeugung oder *Parthenogenesis*". Das muss gegenüber dem berühmten Dogma von der „unbefleckten Empfängniss" ausdrücklich hervorgehoben werden. So wenig beim Menschen, als bei irgend einem anderen Wirbelthiere ist jemals solche „unbefleckte Empfängniss" wirklich beobachtet worden [48]).

Die geschlechtliche oder sexuelle Fortpflanzung bietet bei den verschiedenen Klassen der Thiere und Pflanzen ungemein mannichfaltige und interessante Verhältnisse dar, namentlich mit Rücksicht auf die Vermittelung der Befruchtung, die Uebertragung des männlichen Sperma auf das weibliche Ei. Diese Verhältnisse sind nicht allein für die Fortpflanzung selbst, sondern zugleich für die Entstehung der organischen Körperformen, und namentlich der Unterschiede beider Geschlechter, von der grössten Bedeutung. Insbesondere treten hierbei Thiere und Pflanzen in die merkwürdigste Wechselwirkung. Die ausgezeichneten Untersuchungen von Charles Darwin und Hermann Müller „über die Befruchtung der Blumen durch Insecten" haben uns darüber die interessantesten Nachweise geliefert [49]). In Folge dieser Wechselwirkung entsteht ein sehr verwickelter anatomischer Geschlechts-Apparat. Ebenso haben sich auch beim Menschen und den höheren Thieren verwickelte Einrichtungen ausgebildet, welche theils die Ableitung der beiderlei

Geschlechts-Producte, theils deren Vereinigung, die Begattung betreffen. So interessant diese Erscheinungen an sich sind, so können wir doch hier nicht darauf eingehen, weil sie für das Wesen des eigentlichen Befruchtungs-Processes nur eine untergeordnete oder gar keine Bedeutung haben. Hingegen müssen wir um so schärfer die Natur dieses Processes selbst, die Bedeutung der geschlechtlichen Zeugung, ins Auge fassen.

Bei jedem Befruchtungs-Vorgange kommen, wie schon bemerkt, zwei verschiedene Zellen-Arten in Betracht, eine weibliche und eine männliche Zelle. Die weibliche Zelle wird bei den Thieren allgemein als Ei oder Eizelle (*Ovulum*) bezeichnet, die männliche als Spermazelle oder Samenzelle (*Zoospermium, Spermatozoon*). Die weibliche Eizelle, deren Form und Zusammensetzung wir bereits genau betrachtet haben, ist bei allen Thieren ursprünglich von derselben einfachen Beschaffenheit. Sie ist anfänglich weiter Nichts als eine kugelige nackte Zelle, aus Protoplasma und Zellkern bestehend (Fig. 12, S. 116). Wenn diese Zelle frei liegt, so dass sie sich bewegen kann, führt sie häufig langsame, amoebenartige Bewegungen aus, wie wir es am Ei der Schwämme gesehen haben (Fig. 16, S. 125). Meistens aber wird sie später in besondere, sehr verschieden gebildete und oft sehr zusammengesetzte Hüllen und Schalen eingeschlossen. Die reife Eizelle gehört im Ganzen zu den grössten Zellen, die es überhaupt giebt. Sie erreicht colossale Dimensionen, wenn grosse Mengen von Nahrungsdotter darin aufgenommen werden, wie es bei den Vögeln, Reptilien und vielen Fischen der Fall ist. Bei der grossen Mehrzahl der Thiere ist die reife Eizelle viel grösser als alle übrigen Zellen.

Die andere Zelle, welche bei der Befruchtung in Betracht kommt, die männliche Spermazelle, gehört umgekehrt zu den kleinsten Zellen des Thierkörpers. Die Befruchtung geschieht in der Regel dadurch, dass entweder innerhalb des weiblichen Körpers oder ausserhalb desselben eine von dem männlichen Individuum abgesonderte, schleimige Flüssigkeit mit der Eizelle in Berührung gebracht wird. Diese Flüssigkeit heisst Sperma oder männlicher Samen. Das Sperma ist gleich dem Speichel und dem Blute keine einfache Flüssigkeit, sondern ein dichter Haufen von äusserst zahlreichen Zellen, die in einer verhältnissmässig geringen Quantität von Flüssigkeit umherschwimmen. Nicht diese Flüssigkeit selbst, sondern die darin schwimmenden Zellen bewirken die Befruchtung. Diese Sperma-Zellen haben bei der grossen Mehrzahl der Thiere zwei besondere Eigenthümlichkeiten. Erstens sind sie

ausserordentlich klein, gewöhnlich die kleinsten Zellen des Organismus, und zweitens besitzen sie meistens eine eigenthümliche lebhafte Bewegung, die man als Samenfäden-Bewegung bezeichnet. Im Zusammenhange mit dieser Bewegung steht die Form der Zellen. Bei den meisten Thieren, wie auch bei vielen niederen Pflanzen (nicht aber bei den höheren) besteht jede dieser Zellen aus einem sehr kleinen nackten Zellenkörper, der einen länglichen Kern umschliesst, und einem langen schwingenden Faden, der sich an den Körper anschliesst (Fig. 19). Es hat sehr lange gedauert, ehe man

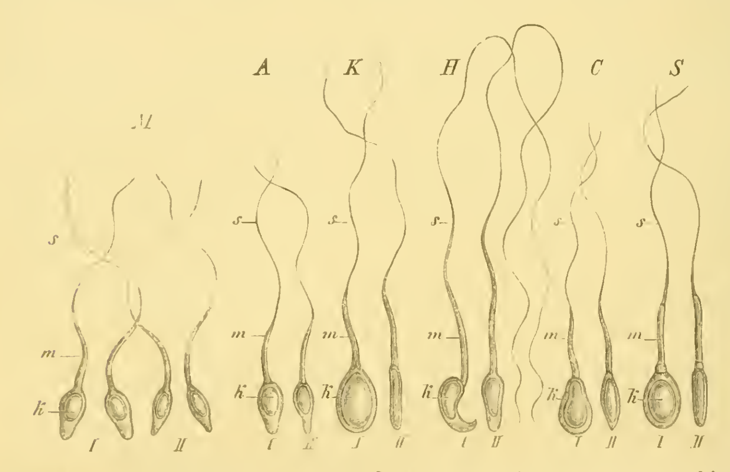


Fig. 19. **Samenzellen oder Spermidien aus dem männlichen Samen verschiedener Säugethiere.** Der birnförmige plattgedrückte Kern-Theil der Samenzelle (der sogenannte „Kopf des Samenthierchens") ist in *I* von der breiten, in *II* von der schmalen Seite gesehen. *k* Kern der Spermazellen. *m* Mittelstück derselben (Protoplasma). *s* Beweglicher, schwanzförmiger Anhang (Geissel). *M* Vier Spermazellen vom Menschen. *A* Zwei Spermazellen vom Affen; *K* vom Kaninchen; *H* von der Hausmaus; *C* vom Hund; *S* vom Schwein.

erkannte, dass diese Gebilde einfache Zellen sind. Früher hielt man sie allgemein für besondere Thiere und nannte sie „Samenthiere" (*Spermatozoa*) (vergl. oben S. 30). Erst durch eingehende vergleichende Untersuchungen haben wir die sichere Ueberzeugung gewonnen, dass in der That jedes dieser sogenannten Samenthierchen eine einfache Zelle ist. Daher heissen sie am besten einfach Samenzellen, Spermazellen oder Samenfäden (*Spermidia*). Beim Menschen haben sie dieselbe Form wie bei vielen anderen Wirbelthieren und wie bei der Mehrzahl der wirbellosen Thiere. Indessen besitzen bei manchen niederen Thieren die Samenzellen eine ganz andere Form. So sind sie z. B. beim Flusskrebs grosse runde Zellen, die sich nicht bewegen, versehen mit besonderen borsten-

förmigen starren Fortsätzen (Fig. 20 *f*). Ebenso haben dieselben bei einigen Würmern eine ganz abweichende Gestalt, z. B. bei den Fadenwürmern; bisweilen sind sie hier amoebenartig und gleichen sehr kleinen Eizellen (Fig. 20 *c*—*e*). Aber bei den meisten niederen Thieren, z. B. bei den Schwämmen und Polypen, haben sie dieselbe „stecknadelförmige Gestalt" wie beim Menschen und den übrigen Säugethieren (Fig. 20 *a*, *h*).



Fig. 20. **Samenzellen oder Spermidien verschiedener Thiere.** (Nach LANG.) *a* Von einem Fisch, *b* von einer Turbellarie (mit zwei Nebengeisseln), *c* — *e* von einem Nematoden (amoeboide Spermazellen), *f* vom Flusskrebs (sternförmig), *g* vom Salamander (mit undulirender Membran), *h* von einem Ringelwurm (*a* und *h* die gewöhnliche „Stecknadel-Form")

Nachdem der holländische Naturforscher LEEUWENHOEK im Jahre 1690 zuerst diese fadenförmigen, lebhaft sich bewegenden Körperchen im männlichen Samen entdeckt hatte, glaubte man allgemein, dass dieselben besondere, selbstständige, kleine Thierchen, gleich den Infusionsthierchen seien, und nannte sie eben deshalb geradezu „Samenthierchen". Wir haben schon früher erwähnt, dass dieselben in der damals aufgestellten falschen Präformations-Theorie eine grosse Rolle spielten, weil man glaubte, dass der ganze entwickelte Organismus mit allen seinen Theilen, nur sehr klein und noch unentfaltet, in jedem Samenthierchen vorgebildet existire (vergl. oben S. 31). Die letzteren brauchten nur in den fruchtbaren Boden der weiblichen Eizelle einzudringen, damit sich der präformirte menschliche Körper entfalten und mit allen seinen Theilen wachsen könne. Diese grundfalsche Ansicht ist jetzt vollständig widerlegt; wir wissen durch die genauesten Untersuchungen, dass die beweglichen Samenkörperchen weiter nichts als einfache echte Zellen sind, und zwar Zellen von derjenigen Art, die man Geisselzellen nennt. In den früheren Darstellungen hat man an jedem angeblichen „Samenthierchen" einen Kopf, Rumpf und Schwanz unterschieden. Der sogenannte „Kopf" (Fig. 19 *k*) ist weiter nichts als der länglich runde oder eirunde Zellenkern, der Körper oder das Mittelstück (*m*) eine Anhäufung von Zellsubstanz und der Schwanz (*s*) eine fadenförmige Verlängerung derselben. Wir wissen ausserdem jetzt, dass diese Samenthierchen gar nicht einmal eine ganz besondere Zellenform darstellen; vielmehr kommen auch an vielen

anderen Stellen des Thierkörpers ganz ähnliche bewegliche Zellen, sogenannte Flimmerzellen, vor. Haben diese Zellen zahlreiche Fortsätze, so heissen sie Wimperzellen; hat hingegen jede Flimmerzelle nur einen langen, peitschenförmigen Fortsatz, so heisst sie Geisselzelle. Aehnliche Geisselzellen wie die Spermazellen sind z. B. die Darmzellen der Schwämme und der Nesselthiere.

Der Vorgang der Befruchtung bei der geschlechtlichen Zeugung beruht also im Wesentlichen darauf, dass zwei verschiedene Zellen zusammenkommen und mit einander verschmelzen oder verwachsen. Früher haben über diesen Act die wunderbarsten Ansichten geherrscht. Man hat darin immer etwas durchaus Mystisches finden wollen und hat die verschiedensten Hypothesen darüber aufgestellt. Erst die letzten zehn Jahre haben uns

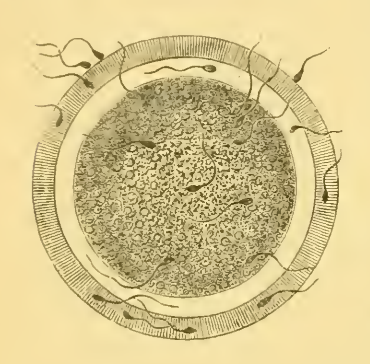


Fig. 21. **Die Befruchtung der Eizelle durch die Samenzelle** (von einem Säugethier). Eines von den vielen fadenförmigen, lebhaft beweglichen Spermidien dringt durch einen feinen Porencanal der Eihaut in die körnige Masse des Dotters hinein. Der verborgene Kern der Eizelle ist hier nicht sichtbar.

durch genauere Forschungen zu der Ueberzeugung geführt, dass der Vorgang der Befruchtung im Grunde sehr einfach ist und durchaus nichts besonders Geheimnissvolles an sich trägt. Er beruht im Wesentlichen nur darauf, dass eine männliche Samenzelle mit einer weiblichen Eizelle verschmilzt. Die lebhaft bewegliche Spermazelle sucht sich vermittelst ihrer schlängelnden Bewegungen den Weg zur weiblichen Eizelle und dringt vermittelst bohrender Bewegungen in ihren Körper ein (Fig. 21). Die Kerne der beiden Geschlechtszellen, durch gegenseitige „Wahlverwandtschaft“ angezogen, nähern sich und verschmelzen mit einander.

Hier wäre nun ein sehr geeigneter Ort für den Dichter, das wunderbare Geheimniss des Befruchtungs-Vorganges in glänzenden Farben zu schildern und die Kämpfe der lebendigen „Samenthierchen“ zu beschreiben, die voll Begierde um die viel umworbene Eizelle herumtanzen, sich den Eingang durch die feinen Porencanäle des Ovolemma streitig machen und dann „mit Bewusstsein“ in das Protoplasma der Dottermasse hineintauchen, wo sie in selbstloser Hingabe an ihr besseres Ich sich vollständig auflösen. Auch könnten hier die Liebhaber der Teleologie die besondere Weisheit des

Schöpfers bewundern, der in der Eihülle zahlreiche kleine Porencanäle angebracht hat, damit die „Samenthierchen" durch sie hindurch treten können. Allein der kritische Naturforscher fasst diesen Vorgang, diese „Krone der Liebe" sehr nüchtern als den Verwachsungs-Process zweier Zellen und die Verschmelzung ihrer Kernmassen auf. Die neue, so entstandene Zelle ist das einfache Copulations-Product der beiden verschmolzenen Geschlechtszellen.

Die befruchtete Eizelle ist demnach ein ganz anderes Wesen als die unbefruchtete Eizelle. Denn da wir die Samenfäden oder Spermidien so gut wie die Eizelle als echte Zellen auffassen, und da die Befruchtung wesentlich in der Verschmelzung der ersteren mit der letzteren besteht, so ist die daraus entstehende Zelle als ein ganz neuer, selbstständiger Organismus zu betrachten. Sie enthält in der Zellsubstanz und der Kernsubstanz der eingetretenen Spermazelle einen Theil des väterlichen, männlichen Körpers, hingegen in dem damit vermischten Protoplasma und Karyoplasma der ursprünglichen Eizelle einen Theil des mütterlichen, weiblichen Körpers. Das geht eben unzweifelhaft daraus hervor, dass das Kind viele Eigenschaften von beiden Eltern erbt. Die Vererbung vom Vater wird durch die Spermazelle, die Vererbung von der Mutter durch die Eizelle vermittelt. Aus der wirklichen Vermischung oder Verwachsung beider Zellen entsteht erst die neue Zelle, welche die Grundlage des Kindes, des neu erzeugten Organismus liefert. Mit Beziehung auf diese sexuelle Mischung kann man auch sagen, dass die Stammzelle ein einfachster Hermaphrodit oder Zwitter ist; sie vereinigt in sich beiderlei Geschlechts-Substanzen.

Um ein richtiges und klares Verständniss der Befruchtung zu gewinnen, halte ich es für unerlässlich, dieses einfache, aber höchst wichtige und oft nicht genügend gewürdigte Verhältniss als grundlegend zu betonen. Ich bezeichne demnach die neue Zelle, aus der eigentlich das Kind hervorgeht und welche gewöhnlich schlechtweg „die befruchtete Eizelle" oder „die erste Furchungskugel" genannt wird, mit einem besonderen Namen: als Stammzelle (*Cytula* oder *Archicytos*), ihre Zellsubstanz als Stammplasma (*Archiplasma* oder *Cytuloplasma*) und ihren Kern als Stammkern (*Archikaryon* oder *Cytulokaryon*). Der Name „Stammzelle" scheint mir deshalb der einfachste und passendste, weil alle übrigen Zellen des Organismus von ihr abstammen und weil sie im eigentlichsten Sinne der Stammvater und zugleich die Stammmutter aller der zahllosen Zellen-Generationen ist, aus denen sich später der

vielzellige Organismus zusammensetzt. Die höchst zusammengesetzte moleculare Bewegung des Protoplasma, welche wir mit einem Wort „Leben“ nennen, ist natürlich in dieser Stammzelle etwas ganz Anderes, als in den beiden verschiedenen Eltern-Zellen, aus deren Verschmelzung sie entstanden ist. Das Leben der Stammzelle oder Cytula ist das Product oder die Resultante aus der väterlichen Lebensbewegung, welche durch die Spermazelle, und aus der mütterlichen Lebensbewegung, welche durch die Eizelle übertragen wurde. Nach dem Satze vom Parallelogramm der Kräfte kann man sagen, dass die potentielle Energie oder die Spannkraft der Stammzelle die Diagonale des Parallelogramms ist, dessen beide Seiten durch die Spannkräfte der väterlichen Spermazelle und der mütterlichen Eizelle ausgedrückt werden. Die vereinigten Spannkräfte der letzteren, die Vererbungs-Potenzen, werden in lebendige Kräfte umgesetzt, sobald nach ihrer Verschmelzung die individuelle Entwickelung der Stammzelle beginnt.

Die vortrefflichen Beobachtungen der neueren Zeit haben übereinstimmend gezeigt, dass die individuelle Entwickelung des Menschen ebenso wie der übrigen Thiere mit der Bildung einer solchen einfachen „Stammzelle“ beginnt, und dass diese bei der weiteren Entwickelung zunächst durch wiederholte Theilung (oder „Furchung“) in einen Haufen von Zellen zerfällt, die sogenannten Furchungskugeln oder Furchungszellen (*Segmentella* oder *Blastomera*). Dagegen bestanden bis zum Jahre 1875 die lebhaftesten Streitigkeiten darüber, wie eigentlich die Stammzelle entsteht, und wie sich bei ihrer Bildung und im Befruchtungs-Acte selbst Eizelle und Spermazelle zu einander verhalten. Früher nahm man gewöhnlich an, dass der ursprüngliche Kern der Eizelle, das sogenannte Keimbläschen, bei der Befruchtung unverändert erhalten bleibe und und unmittelbar in den Stammkern (den „Kern der ersten Furchungskugel“) übergehe. Dagegen gelangten die meisten neueren Beobachter zu der Ueberzeugung, dass das Keimbläschen früher oder später zu Grunde gehe, und dass der Stammkern neu sich bilde. Aber auch darüber, wann und wie sich dieser neue Kern der Stammzelle bilde, gingen die Ansichten noch sehr auseinander. Die Einen nahmen an, dass das Keimbläschen vor der Befruchtung, die anderen, dass es nach derselben verschwinde. Einige behaupteten, dass es aus der Eizelle ausgestossen werde, Andere, dass es sich im Dotter derselben auflöse. Die Einen waren der Ansicht, dass es vollständig, die Anderen, dass es nur theilweise zu Grunde gehe.

Die zahlreichen, bezüglich dieser höchst wichtigen Vorgänge herrschenden Widersprüche und Unklarheiten sind heute glücklich beseitigt; ihre Auflösung begann im Jahre 1875, als fast gleichzeitig eine Anzahl von höchst sorgfältigen mikroskopischen Untersuchungen darüber veröffentlicht wurden, insbesondere von Oscar Hertwig und Eduard Strasburger (beide damals in Jena), von Eduard Van Beneden, O. Bütschli u. A. Durch diese und zahlreiche nachfolgende Beobachter wurden wir allmählich zu einer erfreulichen Uebereinstimmung in der wesentlichen Auffassung der Befruchtung geführt und zu der Ueberzeugung, dass dieselbe überall, im Thierreiche wie im Pflanzenreiche, auf denselben physiologischen Vorgängen beruht. Besonders klar lässt sich dieselbe erkennen an den Eiern der Sternthiere oder Echinodermen (Seesterne, Seeigel, Seegurken u. s. w.); an diesen wurden auch die bahnbrechenden Untersuchungen der Gebrüder Oscar und Richard Hertwig angestellt. Die wesentlichsten Ergebnisse derselben können kurz folgendermaassen zusammengefasst werden.

Der Befruchtung selbst gehen gewisse Veränderungen voraus, welche für deren Zustandekommen sehr wesentlich und in der Regel unerlässlich sind. Man fasst dieselben zusammen unter dem Begriffe der Reifungs-Vorgänge oder „Reife-Erscheinungen des Eies". Dabei geht der ursprüngliche Kern der Eizelle, das „Keimbläschen" (S. 117) zu Grunde; ein Theil desselben wird ausgestossen, ein anderer Theil in der Zellsubstanz aufgelöst; nur ein ganz kleiner Theil davon bleibt zurück und bildet die Grundlage für einen neuen Kern, den „weiblichen Vorkern" (*Pronucleus femininus*). Dieser allein ist es, der bei der Befruchtung mit dem entgegenkommenden Kern der befruchtenden Spermazelle, dem „männlichen Vorkern" (*Pronucleus masculinus*) verschmilzt.

Die Reifung der Eizelle beginnt zunächst mit einer Rückbildung des Keimbläschens oder des ursprüuglichen Eizellenkerns (Fig. 22). Wir hatten gesehen, dass derselbe bei den meisten unreifen Eiern eine grosse, helle, kugelige Blase darstellt; dieses „Keimbläschen" umschliesst einen zähflüssigen Kernsaft (*Karyolymphe*); das feste Kerngerüste (*Karyobasis*) setzt sich zusammen aus der umhüllenden Kern-Membran und einem Netzwerke von Kernfäden, welche den mit Kernsaft gefüllten Hohlraum durchsetzen; in einem Knotenpunkte des Netzwerks ist der dunkle, stark lichtbrechende Kernkörper oder Nucleolus eingeschlossen. Bei der eintretenden Reifung der Eizelle wird nun der weitaus grösste Theil des Keimbläschens in der Zelle aufgelöst: die Kern-Membran und

das Faden-Netz verschwinden; der Kernsaft vertheilt sich im Protoplasma; ein kleiner Theil der Kernbasis wird ausgestossen; ein anderer kleiner Theil bleibt zurück und verwandelt sich in den secundären Eikern oder den „weiblichen Vorkern" (Fig. 23 *ek*).

Der kleine Theil der Kernbasis, welcher aus der reifenden Eizelle ausgestossen wird, ist unter dem Namen der „Richtungs-Körper oder Polzellen" bekannt; über ihre Entstehung und Bedeutung ist sehr viel gestritten worden, ohne dass man darüber zu

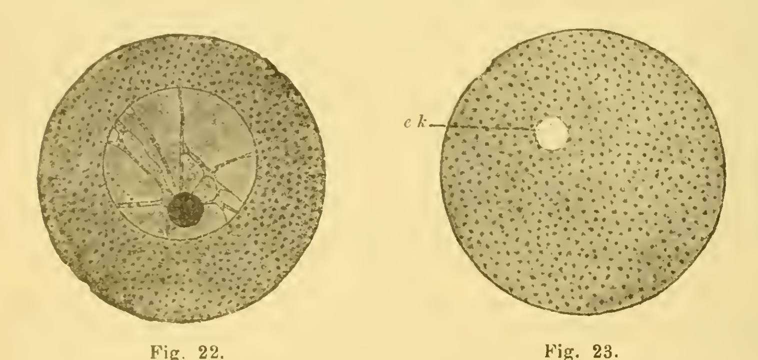


Fig. 22. Fig. 23.

Fig. 22. **Ein unreifes Sternthier-Ei** (Echinodermen-Ei), mit Kerngerüst und dunklem Nucleolus in dem grossen kugelförmigen Keimbläschen. Nach Hertwig.

Fig. 23. **Ein reifes Sternthier-Ei** (Echinodermen-Ei), mit einem kleinen homogenen Eikern, *e k*. Nach Hertwig.

voller Klarheit gelangt ist. Gewöhnlich erscheinen dieselben als zwei kleine runde Körner, von derselben Grösse und Beschaffenheit, wie der zurückbleibende Vorkern. Die beiden Richtnngskörper entstehen nach einander durch Abschnürung oder Abspaltung von demjenigen Theile der Kernbasis (wahrscheinlich meistens des Keimfleckes), welcher auch den weiblichen Vorkern liefert. Man kann daher diesen Spaltungs-Process, an welchem auch der umgebende Theil des Protoplasma betheiligt ist, als eine zweimal wiederholte Zelltheilung, oder richtiger Zell-Knospung, auffassen; denn die beiden Stücke, in welche jedesmal die reifende Eizelle zerfällt, sind von sehr ungleicher Grösse und Beschaffenheit. Die beiden kleinen Richtungskörper oder Polzellen sind abgelöste Zellknospen; ihre Abspaltung von der grossen Mutter-Zelle geschieht unter denselben Erscheinungen, wie bei der gewöhnlichen „indirecten Zelltheilung", mit Bildung von Kernspindel, Plasma-Sternen, Polstrahlung, Halbirung der Kernspindel, Mitose u. s. w. Die Richtungskörper sind daher wahrscheinlich als „Abortiv-

Eier" aufzufassen, oder als „rudimentäre Eier", die in ähnlicher Weise durch Spaltung aus einem einfachen „Ur-Ei" hervorgehen, wie bei der Spermatogenese viele Samenzellen aus einem Spermatoblasten oder einer „Samen-Mutterzelle" entstehen. Da die beiden Polzellen ausgestossen werden und ausserhalb zu Grunde gehen, ohne irgend eine Bedeutung weiter für das reifende Ei zu besitzen, wollen wir nicht weiter auf dieselben eingehen.

Um so wichtiger ist dagegen der „weibliche Vorkern" (*Pronucleus femininus*), der nach Ausstossung der Polzellen und Auflösung des Keimbläschens noch allein übrig bleibt (Fig. 23 *ek*). Dieses kleine runde Chromatin-Körperchen ist es, welches nun innerhalb der grossen reifen Eizelle als Anziehungspunkt auf das eindringende männliche Samenkörperchen wirkt, und mit dessen „Kopfe", dem männlichen Vorkern (*Pronucleus masculinus*) verschmilzt. Das Product dieser Verschmelzung, die den wichtigsten Theil des Befruchtungs-Actes bildet, ist der Stammkern oder der erste Furchungskern (*Archikaryon*), d. h. der Kern der neu gebildeten kindlichen Stammzelle oder der „ersten Furchungszelle" (*Archicytos* oder *Cytula*). Dieser „Stammkern" ist der Ausgangspunkt der folgenden Keimungs-Processe.

Um die Einzelheiten dieses bedeutungsvollen Befruchtungs-Vorgangs zu verfolgen, sind nach HERTWIG's Entdeckung ganz vorzüglich die kleinen durchsichtigen Sternthier-Eier geeignet. Man kann hier sehr leicht und erfolgreich die künstliche Befruchtung ausführen und innerhalb zehn Minuten die Entstehung der Stammzelle Schritt für Schritt verfolgen. Wenn man reife Eier von Seesternen oder Seeigeln in ein Uhrgläschen mit Seewasser bringt und dann ein Tröpfchen reifer Samenflüssigkeit zusetzt, so erfolgt die Befruchtung jedes Eies schon innerhalb fünf Minuten. Tausende der feinen, lebhaft beweglichen Geisselzellen, die wir als „Samenfäden" beschrieben haben (Fig. 19), stürzen auf die Eier zu, angezogen durch eine chemische Sinnesfunction, die man als „Geruch" bezeichnen kann. Aber nur ein einziges von diesen zahlreichen berufenen „Samenthierchen" ist das auserwählte, dasjenige, welches sich zuerst mittelst der peitschenförmigen Bewegungen seines Schwanzes der Eizelle genähert hat und sie mit dem Kopfe berührt. An der Stelle, wo die Spitze seines Kopfes die Oberfläche des Eies berührt, erhebt sich das Protoplasma des letzteren in Form einer kleinen Warze, des „Empfängnisshügels" (Fig. 24 *A*). In diesen bohrt sich nun der Samenfaden mit seinem Kopfe ein, wobei der aussen befindliche Schwanz pendelnde Bewegungen ausführt

(Fig. 24 *B*, *C*). Bald verschwindet auch der Schwanz im Innern der Eizelle. Gleichzeitig scheidet letztere, vom Empfängnisshügel ausgehend, eine äussere, dünne Dotterhaut ab (Fig. 24 *C*); durch diese wird das Eindringen weiterer Samenfäden verhindert.

Im Innern der reifen Eizelle vollzieht sich nun rasch eine Reihe von sehr wichtigen Veränderungen. Der birnförmige Kern der eingedrungenen Spermazelle oder der sogenannte „Kopf des Samenthierchens" wird grösser und rundlicher und verwandelt sich in den

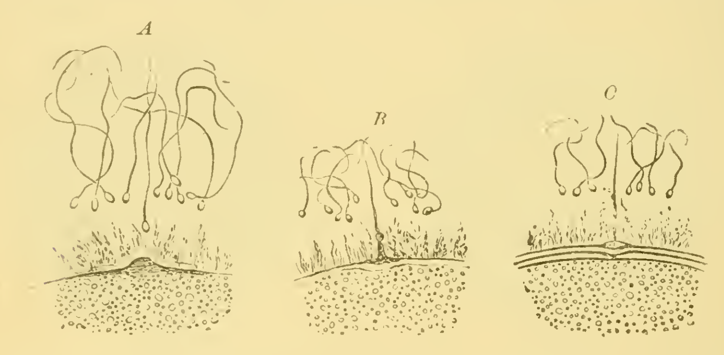


Fig. 24. Befruchtung eines Seestern-Eies. (Nach Hertwig.) Nur ein kleiner Theil der Ei-Oberfläche ist gezeichnet. Einer von den zahlreichen Samenfäden nähert sich dem „Empfängnisshügel" (*A*), berührt denselben (*B*) und dringt dann in das Protoplasma der Eizelle ein (*C*).

Spermakern oder männlichen Vorkern (Fig. 25 *sk*). Dieser wirkt anziehend auf die feinen Körnchen oder Microsomen, die im Protoplasma der Eizelle vertheilt sind; dieselben ordnen sich in Strahlen und bilden eine Sternfigur (*Cytulaster*). Noch stärker aber wirkt die Anziehungskraft oder „Wahlverwandtschaft" zwischen den beiden Kernen; beide wandern innerhalb des Dotters mit wachsender Geschwindigkeit einander entgegen, und zwar der männliche Spermakern (Fig. 26 *sk*) rascher als der weibliche Eikern (*ek*). Dabei nimmt der kleinere Spermakern den Strahlen-Mantel mit, welcher ihn in Form der „Sternfigur" umgiebt. Endlich berühren sich die beiden Geschlechts-Kerne (gewöhnlich in der Mitte der kugeligen Eizelle), lagern sich fest aneinander, platten sich an den Berührungsflächen ab und verschmelzen hier zu einer einzigen Masse. Die kleine centrale Nuclein-Kugel, welche diese vereinigte Kernmasse bildet, ist der Stammkern oder der „erste Furchungskern" (*Archikaryon* oder *Cytulokaryon*); die neugebildete Zelle, das Product der Befruchtung, ist unsere Stammzelle, die sog. „erste Furchungskugel" (*Cytula* oder *Archicytos*, Fig. 27).

Das einzig Wesentliche beim Vorgange der geschlechtlichen Zeugung und der Befruchtung ist also die Bildung einer neuen Zelle, der Stammzelle. Diese Cytula ist in allen Fällen das Verschmelzungs-Product von zwei ursprünglich verschiedenen Zellen, der weiblichen Eizelle und der männlichen Spermazelle. Unzweifelhaft besitzt dieser Vorgang die höchste Bedeutung und muss unser

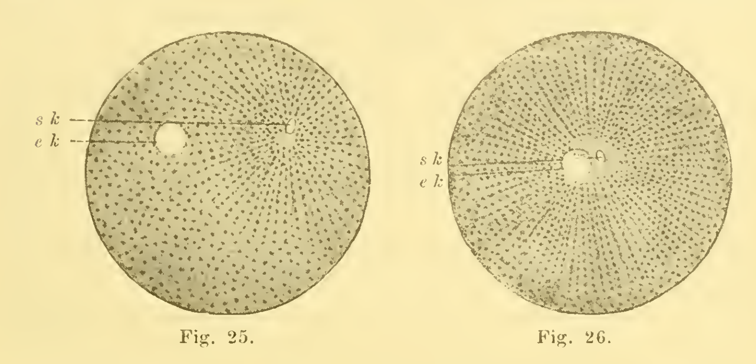


Fig. 25. Fig. 26.

Befruchtung des Seeigel-Eies (nach Hertwig). In Fig. 25 rückt der kleine Spermakern (*sk*) dem grösseren Eikern (*ek*) entgegen; in Fig. 26 sind beide schon bis fast zur Berührung genähert und von dem Strahlen-Mantel des Protoplasma eingehüllt.

grösstes Interesse in Anspruch nehmen; denn Alles, was später bei der Entwickelung dieser ersten Keimzelle und im Leben des daraus hervorgehenden Organismus geschieht, ist ursprünglich bedingt durch die chemische und morphologische Zusammensetzung der Stammzelle, ihres Kernes und ihres Leibes. Wir müssen daher der Entstehung und Bildung der Stammzelle unsere ganz besondere Aufmerksamkeit zuwenden.

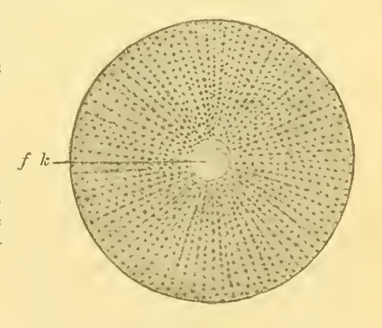


Fig. 27. **Stammzelle oder Cytula eines Seeigels** („erste Furchungszelle" oder befruchtete Eizelle). Nach Hertwig. Im Centrum der kugeligen Zelle liegt der kleine kugelige Stammkern oder Furchungskern (*fk*).

Die erste Frage, die uns hier entgegentritt, ist, wie sich die beiderlei verschiedenen activen Zellbestandtheile, Kern und Protoplasma, bei dem Verschmelzungs-Processe eigentlich verhalten? Offenbar spielt der Nucleus dabei die Hauptrolle, und Hertwig fasst daher seine Befruchtungs-Theorie in dem Satze zusammen: „Die Befruchtung beruht auf der Copulation zweier

Zellkerne, die von einer männlichen und einer weiblichen Zelle abstammen." Da nun mit dem Processe der Fortpflanzung die Erscheinung der Vererbung untrennbar verknüpft ist, kann man daraus auch noch weiter folgern, dass jene beiden copulirenden Zellkerne „die Träger für die Eigenschaften sind, welche von den Eltern auf ihre Nachkommen vererbt werden". In diesem Sinne hatte ich schon 1866 (im IX. Capitel meiner „Generellen Morphologie") dem reproductiven Zellkern die Function der Fortpflanzung und Vererbung, dem nutritiven Protoplasma hingegen die Rolle der Ernährung und Anpassung zugeschrieben. Da nun bei der Befruchtung thatsächlich eine völlige Verschmelzung der beiden sich gegenseitig anziehenden Kernsubstanzen stattfindet, und da der so entstehende neue Kern (der Stammkern) thatsächlich den ersten Ausgangspunkt für die ganze Entwickelung des neu erzeugten Individuums bildet, so lässt sich daran weiter der Schluss knüpfen, dass der männliche Spermakern ebenso die Eigenschaften des Vaters, wie der weibliche Eikern die Eigenschaften der Mutter erblich auf das Kind überträgt. Indessen ist dabei nicht zu vergessen, dass ausserdem beim Befruchtungs-Processe auch die Protoplasma-Leiber der beiderlei copulirenden Zellen mit einander verschmelzen; der Zellenleib des eingedrungenen Samenfadens (Rumpf und Schwanz der männlichen Geisselzelle) löst sich im Dotter der weiblichen Eizelle auf. Wenn diese Verschmelzung auch nicht die hohe Bedeutung besitzt, wie jene der beiden Kerne, so ist sie doch nicht ausser Acht zu lassen; und wenn uns dieselbe auch noch nicht näher bekannt ist, so bedeutet doch schon die Bildung der Sternfigur (die strahlige Anordnung der Microsom-Ketten im Plasma) darauf hin (Fig. 25—27).

Auch die Wechselwirkung der beiderlei Zelltheile muss dabei erwogen werden. Die Bildung des Protoplasma-Sterns um den eingedrungenen Sperma-Kern, und später um den copulirten Stammkern erweckt zunächst die Vorstellung, dass dieser allein activ auf die Anordnung der Körner und Fäden im Protoplasma wirkt. Allein der reproductive Kern selbst verändert dabei seine Grösse, Gestalt und Consistenz, und wird seinerseits, schon durch die Bedingungen seiner Ernährung, von dem nutritiven Protoplasma beeinflusst. Wie innig die Wechsel-Beziehungen beider Theile sind, ergiebt sich ja schon aus den vorher betrachteten Reifungs-Erscheinungen des Eies, welche der Befruchtung vorausgehen, und aus den Vorgängen der Eifurchung, welche ihr nachfolgen. Hier

wie dort beobachten wir jene verwickelten Erscheinungen der Karyokinese und Mitose, welche auch überall bei der gewöhnlichen indirecten Zelltheilung wiederkehren, und welche uns auf die bedeutungsvolle innige Wechsel-Wirkung von Zellkern und Zellsubstanz hinweisen. Hat man doch sogar jene Erscheinungen auch als Karyolyse bezeichnet, als eine wirkliche „Auflösung des Nucleus im Protoplasma“. Bis zu einem gewissen Grade kann diese zugegeben und dann für unsere Moneren-Theorie verwerthet werden, für die Annahme, dass die ältesten und einfachsten Organismen kernlose Plastiden waren, und dass aus diesen erst secundär die wirklich einzelligen Lebensformen durch Sonderung von Kern und Zellenleib entstanden. (Vergl. darüber den XIX. Vortrag.)

Die älteren Befruchtungs-Theorien irrten meistens insofern, als sie das grosse Ei allein für die wesentliche Grundlage des erzeugten kindlichen Organismus erklärten und dem kleinen Samenfaden nur die Rolle zuschrieben, dessen Entwickelung anzuregen und einzuleiten. Der Anstoss, den der letztere dem ersteren geben sollte, wurde bald mehr chemisch (als ein katalytischer Vorgang) aufgefasst, bald mehr physikalisch (nach dem Princip der übertragenen Bewegung), oder auch wohl ganz dualistisch (als ein völlig mystischer oder transcendenter Process). Dieser Irrthum erklärt sich theils aus der damaligen unvollkommenen Kenntniss der Befruchtungs-Thatsachen, theils aus der auffallend verschiedenen Grösse der beiderlei Geschlechts-Zellen. Die meisten früheren Beobachter nahmen an, dass der Samenfaden überhaupt nicht in das Ei eindringe. Aber selbst nachdem dies erwiesen war, glaubte man, dass er darin spurlos verschwinde. Erst die ausgezeichneten Untersuchungen der letzten 16 Jahre, mit den sehr vervollkommneten technischen Methoden der Neuzeit ausgeführt, haben jene irrthümlichen Auffassungen endgültig widerlegt. Es hat sich daraus ergeben, dass die kleine Spermazelle der grossen Eizelle nicht subordinirt, sondern coordinirt ist. Die Kerne beider Zellen, als die Träger der erblichen Eigenschaften beider Eltern, sind physiologisch von gleichem Werthe.

In einigen Fällen ist es sogar gelungen, zu zeigen, dass selbst die Menge der activen Kernsubstanz, welche bei der Copulation der beiden Geschlechtskerne verschmilzt, in beiden ursprünglich dieselbe ist. Eduard Van Beneden hat nachgewiesen, dass bei dem Ei des Pferde-Spulwurms (*Ascaris megalocephala*) die Vereinigung der beiden Geschlechtskerne sich verspätet und erst dann abschliesst,

wenn bereits die dadurch gebildete Stammzelle sich zu theilen beginnt. Die charakteristische Kernspindel, welche dabei entsteht, und welche in die Kerne der beiden ersten Furchungs-Tochterzellen zerfällt, wird zur einen Hälfte vom Eikern, zur anderen Hälfte vom Spermakern gebildet; von den vier „Tochterschleifen“ der Furchungsspindel sind zwei männlicher und zwei weiblicher Herkunft.

Diese morphologischen Thatsachen stehen in vollem Einklange mit der allbekannten physiologischen Erscheinung, dass jedes Kind Eigenschaften von beiden Eltern erbt, und dass durchschnittlich die letzteren dabei in gleichem Maasse betheiligt sind. Ich sage „durchschnittlich“; denn ebenso bekannt ist es, dass jedes Kind, als ganzes Individuum betrachtet, entweder mehr dem Vater oder mehr der Mutter gleicht; mit Bezug auf die primären Sexual-Charaktere (die Geschlechts-Drüsen) versteht sich das ja von selbst. Es wäre aber auch möglich, dass die Entscheidung über die letzteren — die wichtige Entscheidung, ob sich aus der befruchteten Eizelle ein Knabe oder ein Mädchen entwickelt — abhängig ist von einer geringen qualitativen oder quantitativen Differenz des Nucleins oder der chromatischen Kernsubstanz, welche von beiden Eltern im Befruchtungs-Akte zusammenkommt.

Die auffallenden Unterschiede der beiderlei Geschlechtszellen in Grösse und Gestalt, welche jene älteren irrthümlichen Auffassungen veranlassten, erklären sich leicht aus dem Princip der Arbeitstheilung oder Ergonomie. Die träge unbewegliche Eizelle wird immer grösser, je mehr Proviant sie für die Ausbildung des Keims in Form von Nahrungsdotter ansammelt. Die muntere, schwimmende Spermazelle umgekehrt wird immer kleiner und mobiler, je mehr sie genöthigt ist, die erstere aufzusuchen um sich in ihren Dotter einzubohren. Während diese Unterschiede bei den höheren Thieren sehr auffallend sind, treten sie bei vielen niederen Thieren weit weniger hervor. Bei denjenigen Protisten (einzelligen Urpflanzen und Urthieren), welche die ersten Anfänge der geschlechtlichen Zeugung besitzen, sind sogar die beiden copulirenden Zellen ursprünglich ganz gleich. Der Befruchtungs-Akt ist hier weiter nichts als ein plötzliches Wachsthum, wobei die ursprünglich einfache Zelle ihr Volumen verdoppelt und dadurch zur Fortpflanzung (Zelltheilung) befähigt wird. Dann treten zuerst geringe Differenzen in der Grösse der beiden Copulations-Zellen auf; die kleineren Microsporen (oder Microgonidien) besitzen im Uebrigen die Gestalt der grösseren Macrosporen (oder Macrogonidien). Erst wenn diese Grössendifferenz bedeutender wird, treten dazu

auch auffallende Unterschiede der Gestaltung; die ersteren werden zu den flinken Spermazellen, die letzteren zu den trägen Eizellen.

Mit dieser neuen Auffassung von der Aequivalenz der beiderlei Gonidien, der physiologischen Gleichwerthigkeit der männlichen und weiblichen Geschlechtszelle, ihrem gleichen Antheil an dem Vererbungs-Vorgang, harmonirt nun auch die wichtige, von Hertwig (1875) festgestellte Thatsache, dass bei normaler Befruchtung nur eine einzige Samenzelle mit einer Eizelle copulirt; die Membran, welche sofort nach dem Eindringen des ersten Samenfadens sich von der Oberfläche des Dotters abhebt (Fig. 24 *C*), verhindert den Eintritt weiterer „Samenthierchen"; alle Nebenbuhler jenes glücklichen ersten Spermatozoon bleiben ausgeschlossen und sterben rettungslos. Wenn dagegen die Eizelle erkrankt, wenn sie durch niedere Temperatur in Kälte-Starre versetzt oder durch narkotische Mittel (Chloroform, Morphium, Nicotin etc.) betäubt wird, so können zwei oder mehrere Samenfäden in ihren Dotterleib eindringen; es tritt dann Ueberfruchtung oder Polyspermie ein. Je stärker Hertwig die Eizelle chloroformirte, desto grösser war die Zahl der gierigen Samenfäden, welche sich in ihren bewusstlosen Leib einbohrten. Es erinnert diese merkwürdige Thatsache an die berüchtigten Orgien in katholischen Klöstern Spaniens, wo ein sinnlos berauschtes Mädchen vielen Mönchen als Lust-Object dient; normaler Weise hält dort sich jeder Mönch seine eigene „Nonne"; eine von den vielen moralischen Folgen des obligatorischen Cölibates.

Auch für die Psychologie sind diese merkwürdigen Thatsachen der Befruchtung von höchstem Interesse, insbesondere für die Lehre von der Zellseele, welche ich für das naturgemässe Fundament der ersteren halte. Denn alle die wichtigen, vorher beschriebenen Vorgänge können nur dann verstanden und erklärt werden, wenn wir den beiden Geschlechtszellen eine Art niederer Seelenthätigkeit zuschreiben. Beide empfinden gegenseitig ihre Nähe, beide werden durch einen sinnlichen (wahrscheinlich dem Geruch verwandten) Trieb zu einander hingezogen; beide bewegen sich auf einander zu und ruhen nicht, bis sie mit einander verschmelzen. Die Physiologen pflegen zwar zu sagen, dass es sich hier nur um eigenthümliche, physikalisch-chemische Erscheinungen, und nicht um psychische handle; aber die letzteren können von den ersteren nicht getrennt werden. Auch die eigentlichen Seelenthätigkeiten im engeren Sinne sind ja nur verwickeltere physikalische Vorgänge, „psycho-physische" Erscheinungen, die schliesslich

in allen Fällen durch die chemische Zusammensetzung ihres materiellen Substrates bedingt sind.

Diese monistische Auffassung wird dann besonders klar, wenn wir uns wieder an die fundamentale Bedeutung der Befruchtung für die Vererbung erinnern. Denn ebenso wie die feinsten körperlichen, werden bekanntlich auch die subtilsten geistigen Eigenthümlichkeiten von den Eltern durch die Vererbung auf die Kinder übertragen. Dabei ist die chromatische Masse des männlichen Spermakerns als materieller Träger von derselben Bedeutung wie die gleich grosse Karyoplasma-Masse des weiblichen Eikerns; durch erstere werden die individuellen Seelen-Eigenthümlichkeiten des Vaters, durch letztere diejenigen der Mutter vererbt. Die besondere Mischung beider elterlicher Zellkerne bedingt in jedem Kinde dessen individuellen psychischen Charakter.

Aber auch eine andere hochwichtige Frage der Psychologie — ja die wichtigste von allen! — wird durch die Befruchtungs-Entdeckungen des letzten Jahrzehnts definitiv entschieden: die Frage von der persönlichen Unsterblichkeit. Dieses Dogma, welches uns bei den roheren Naturvölkern in den mannichfachsten und wunderlichsten Formen entgegentritt, spielt bekanntlich auch in den verfeinerten Vorstellungen vom Seelenleben der modernen Culturvölker immer noch eine bedeutende Rolle. Nun ist zwar die Unhaltbarkeit desselben schon während des letzten halben Jahrhunderts immer klarer geworden, hauptsächlich durch die grossen Fortschritte der vergleichenden Morphologie und der experimentellen Physiologie, der empirischen Psychologie und Psychiatrie, der monistischen Anthropologie und Ethnologie. Aber durch keine Thatsache wird dasselbe so einleuchtend widerlegt, wie durch die vorher geschilderten Elementar-Processe der Befruchtung. Denn die dabei eintretende Copulation der beiden Geschlechtskerne (Fig. 25—27) bezeichnet haarscharf den Augenblick, in welchem das neue Individuum entsteht. Alle körperlichen Eigenschaften und geistigen Anlagen des neugeborenen Kindes sind die Summe der erblichen Eigenschaften, welche es von seinen Eltern und Voreltern auf dem Wege der geschlechtlichen Zeugung erhalten hat. Alles, was der Mensch in seinem Leben später durch die Thätigkeit seiner Organe und den Einfluss der Aussenwelt, durch Erziehung und Unterricht, mit einem Worte durch Anpassung erwirbt, kann nicht jene individuelle Grundlage seines Wesens vernichten, welche er durch Vererbung von seinen Eltern erhalten hat. Diese erbliche Anlage, das Wesen jeder einzelnen

Menschen-Seele, ist aber nichts „Ewiges", sondern etwas Zeitliches und entsteht erst in dem Augenblicke, in welchem der Sperma-Kern des Vaters und der Eikern der Mutter sich „zufällig" begegnen und vereinigen.

Offenbar widerspricht es der reinen Vernunft, ein „ewiges Leben ohne Ende" für eine individuelle Erscheinung anzunehmen, deren endlichen Anfang wir durch directe sinnliche Beobachtung haarscharf bestimmen können. Eine solche individuelle Erscheinung von beschränkter Zeitdauer ist aber die ununterbrochene Kette von Plasma-Bewegungen, welche wir unter dem Begriffe „Menschenseele" zusammenfassen. Diese Kette von Molecular-Bewegungen beginnt in dem Augenblick, in welchem der väterliche Sperma-Kern mit dem weiblichen Eikern verschmilzt. Von dem so entstandenen Stammkern wird sie bei dessen wiederholter Theilung auf alle die gleichartigen Zellen der Keimhaut übertragen, welche durch den Furchungs-Process entstehen. Indem diese „Blastoderm-Zellen" sich in die beiden primären Keimblätter der Gastrula verwandeln, tritt die erste Arbeitstheilung der Zellen ein, und diese setzt sich fort, wenn aus jenen die verschiedenen Gewebe hervorgehen. Dann sind es späterhin beim Menschen und den höheren Thieren nur die centralen Nervenzellen, welche als die primären Elementar-Organe der Seelenthätigkeit thätig sind. Mit ihrem Tode erlischt die Seelenthätigkeit ebenso vollständig, wie das Sehvermögen mit der Vernichtung der Augen aufhört.

Man hört noch oft die irrthümliche Meinung aussprechen, das Dogma der „persönlichen Unsterblichkeit" bilde eine unentbehrliche Grundlage der Religion und Sittlichkeit, ebenso wie der „Glaube an einen persönlichen Gott". Diese Meinung wird durch die Thatsachen der Geschichte vollständig widerlegt. Ausserdem ist leicht einzusehen, dass alles „Persönliche" vergänglich sein muss, eine vorübergehende Erscheinungs-Form im Wechsel der natürlichen Entwickelungs-Vorgänge. Es ist daher auch ein bedenklicher Fehler, von einer „Unsterblichkeit der Einzelligen" zu sprechen, wie Weismann gethan hat. Auch die einzelligen Individuen der Protisten (Urthiere und Urpflanzen) sind ebenso vergängliche Individuen, wie die vielzelligen Histonen, die gewebebildenden Pflanzen und Thiere; zu diesen letzteren gehört auch der Mensch. Unsere Menschen-Seele wird zwar noch oft als etwas ganz Besonderes betrachtet, und man schreibt ihr besondere Fähigkeiten zu, welche die stammverwandte Seele der Wirbelthiere nicht besitzen soll. Dieser Irrthum wird aber durch die unbe-

fangene vergleichende Psychologie gründlich widerlegt. Auch werden wir sehen, dass sich die besonderen Organe der einzelnen Seelenthätigkeiten beim Menschen ganz ebenso entwickeln, wie bei allen anderen Wirbelthieren.

Die allgemeine Bedeutung der Befruchtungs-Vorgänge für diese und andere Cardinal-Fragen leuchtet unmittelbar ein. Allerdings ist die Befruchtung des Menschen (— obwohl sie alltäglich auf unserem Planeten sich unzählige Male wiederholt —) noch niemals in ihren Einzelheiten mikroskopisch untersucht worden, aus Gründen, die auf der Hand liegen. Allein die beiden Zellen, die einzig und allein dabei in Betracht kommen, die weibliche Eizelle und die männliche Spermazelle, verhalten sich beim Menschen genau so wie bei allen anderen Säugethieren; und dieselbe Gestalt, wie bei diesen, besitzt auch der menschliche Keim oder Embryo, der aus der Copulation hervorgeht. Es zweifelt daher kein Naturforscher, der diese Thatsachen kennt, daran, dass auch die einzelnen Vorgänge jener Copulation beim Menschen dieselben sind, wie bei allen anderen Wirbelthieren [50]).

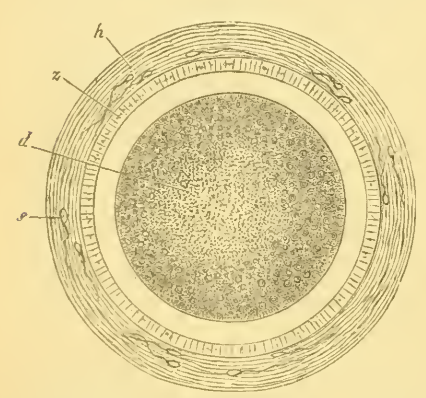


Fig. 28. **Stammzelle des Kaninchens, 200mal vergrössert. Im körnigen Protoplasma der befruchteten Eizelle (*d*) schimmert in der Mitte der kleine helle Stammkern durch. *z* Ovolemma, mit Schleimhülle (*h*). *s* Todte Spermidien.**

Die Stammzelle, die daraus hervorgeht, und mit der jeder Mensch seine Existenz beginnt, wird nicht verschieden sein von derjenigen anderer Säugethiere, z. B. des Kaninchens (Fig. 28). Auch beim Menschen ist diese Stammzelle von der ursprünglichen Eizelle sowohl in Bezug auf ihre Formbeschaffenheit (morphologisch), als in Bezug auf ihre materielle Zusammensetzung (chemisch), als endlich auch in Bezug auf ihre Lebenseigenschaften (physiologisch) sehr wesentlich verschieden. Sie ist zum Theil väterlichen, zum Theil mütterlichen Ursprungs. Es ist daher nicht wunderbar, wenn das Kind, das sich aus dieser Stammzelle entwickelt, von beiden Eltern individuelle Eigenschaften erbt [53]).

Die Lebensthätigkeiten einer jeden Zelle bilden eine Summe von mechanischen Processen, die im Grunde auf Bewegungen der

kleinsten „Lebenstheilchen“ oder der Moleküle der lebendigen Substanz beruhen. Wenn wir diese active Substanz allgemein als Plasson und ihre Moleküle als Plastidule bezeichnen, so können wir sagen, dass der individuelle physiologische Charakter einer jeden Zelle auf ihrer molekularen Plastidul-Bewegung beruht. Die Plastidulbewegung der Cytula ist demnach die Resultante aus den vereinigten Plastidulbewegungen der weiblichen Eizelle und der männlichen Spermazelle. Wenn wir die beiden letzteren als Seitenlinien im Parallelogramm der Kräfte betrachten, so ist die Plastidulbewegung der Stammzelle deren Diagonale. Die Bedeutung dieser Auffassung für die mechanische Erklärung der elementaren Entwickelungs-Vorgänge habe ich entwickelt in meiner Schrift über „die Perigenesis der Plastidule oder die Wellenzeugung der Lebenstheilchen“ (1876).

Erste Tabelle.

Uebersicht über die Bestandtheile des einzelligen-Keim-Organismus vor und nach der Befruchtung.

I. Die männliche oder väterliche Geschlechtszelle.	**II. Die weibliche oder mütterliche Geschlechtszelle.**	**III. Die kindliche Zelle, das Product der Verschmelzung Beider.**
Die Spermazelle. *Spermidium.* *Synonym*: Samenzelle. Samenfaden. Samenthierchen. Spermatozoon. Zoospermium.	**Die Eizelle.** *Ovulum.* *Synonym*: Das unbefruchtete reife Ei.	**Die Stammzelle.** *Cytula* oder Archicytos. *Synonym*: Das befruchtete Ei. Die erste Furchungskugel. Die älteste Furchungszelle.
Bestandtheile: **I. A. Das Protoplasma der Spermazelle:** (*Spermoplasma.*) Mittelstück und Schwanz des Samenfadens, nebst dünner Rindenschicht des „Kopfes“.	Bestandtheile: **II. A. Das Protoplasma der Eizelle:** (*Ovoplasma.*) Bildungsdotter (*Vitellus formativus*) nebst secundären Einschlüssen: Nahrungsdotter (Deutoplasma oder Lecithus).	Bestandtheile: **III. A. Das Protoplasma der Stammzelle:** (*Archiplasma.*) Protoplasma der ersten Furchungskugel. Stammplasma. Product der Verschmelzung Beider.
I. B. Der Spermakern *Spermokaryon.* Spermakern (HERTWIG). „Kopf des Samenthierchens“ (nach Abzug einer dünnen Rindenschicht).	**II. B. Der Eikern.** (*Ovokaryon.*) Rest des Keimbläschens (Vesicula germinativa, nach Ausstossung der Richtungskörper).	**III. B. Der Stammkern.** (*Archikaryon.*) Furchungskern (HERTWIG). Keimkern (STRASBURGER). Product der Verschmelzung Beider.

Zweite Tabelle.

Uebersicht über die Zusammensetzung der organischen Zelle oder Plastide (des Elementar-Organismus).

Bestandtheile erster Ordnung	Bestandtheile zweiter Ordnung	Bestandtheile dritter Ordnung	Bestandtheile vierter Ordnung
I. Zellenkern. *Nucleus* oder *Karyon.* — Ursprünglich aus homogener **Kernsubstanz** gebildet. (*Karyoplasma*).	1. *Karyobasis* **Kerngrundmasse** (Festere, geformte Kernmasse). 2. *Karyolymphe* **Kernsaft** (Weichere, formlose Kernmasse).	1. *Karyomitoma* Kerngerüst zusammengesetzt aus A) Chromatin (Färbbare Kernmasse) und B) Achromin (Nicht färbbare Kernmasse).	a) *Nucleolinus* Kernpunkt. b) *Nucleolus* Kernkörper. c) *Karyomiten* Kernfäden. d) *Karyotheke* Kernmembran.
II. Zellenleib. *Celleus* oder *Cytosoma.* — Ursprünglich aus homogener **Zellsubstanz** gebildet (*Cytoplasma*).	1. *Protoplasma* **Active (lebendige) Zellsubstanz.**	1. *Cytomitoma.* Zellgerüst (gebildet aus Cytomiten oder Protoplasma-Fäden).	1. *Filarmasse* oder *Spongioplasma* (Fadengerüst oder Wabenwerk).
	2. *Metaplasma* **Passive (todte) Zellsubstanz** (Plasma-Producte). — (In ganz jungen Zellen von primärer Beschaffenheit fehlt das Metaplasma, und der ganze Zellenleib besteht bloss aus homogenem Protoplasma.)	2. A. *Innere Plasma-Producte.* (Innerhalb des Protoplasma abgelagert.)	a) *Paraplasma* Geformte Interfilarmasse. b) *Microsomen* oder *Granula* (Plasma-Körnchen). c) *Liposomen* Fettkörnchen. d) *Cytolymphe* Zellsaft.
		2. B. *Aeussere Plasma-Producte.* (Nach aussen vom Protoplasma abgeschieden.)	a) *Zellmembran* (Zellhülle) Cytotheke. b) *Intercellar-Substanzen* (Zwischen-Zellmassen).

Achter Vortrag.

Die Gastraea-Theorie.

„Die Gastrula halte ich für die wichtigste und bedeutungsvollste Embryonal-Form des Thierreichs. Bei Repräsentanten der verschiedensten Thierstämme besitzt die Gastrula ganz denselben Bau. Ueberall enthält ihr einfacher Körper eine centrale Höhle (Urdarm), welche sich durch eine Mündung öffnet (Urmund); überall besteht die Wand der Höhle aus zwei Zellenschichten oder Blättern: Entoderm oder vegetatives Keimblatt, und Exoderm oder animales Keimblatt. Aus dieser Identität schliesse ich nach dem biogenetischen Grundgesetze auf eine gemeinsame Descendenz der animalen Phylen von einer einzigen unbekannten Stammform, welche im Wesentlichen der Gastrula gleichgebildet war: Gastraea."

Biologie der Kalkschwämme (1872)

Eifurchung und Gastrulation. Die beiden Grenzblätter oder die primären Keimblätter. Hautblatt (Exoderm) und Darmblatt (Entoderm). Urdarm und Urmund. Bildungsdotter und Nahrungsdotter. Holoblastische und meroblastische Eier. Gastrula und Gastraea.

Inhalt des achten Vortrages.

Erste Vorgänge nach erfolgter Befruchtung der Eizelle. Die ursprüngliche oder palingenetische Form der Eifurchung. Bedeutung des Furchungs-Processes. Wiederholte Theilung der Stammzelle. Entstehung zahlreicher Furchungskugeln oder Blastomeren. Maulbeerkeim oder Morula. Blasenkeim oder Blastula. Keimhaut oder Blastoderma. Einstülpung der Keimblase. Bildung der Gastrula. Haubenkeim (Depula) mit zwei Höhlen (gleichzeitig mit Furchungshöhle und Urdarmhöhle); Uebergang von der Blastula zur Gastrula. Urdarm und Urmund. Die beiden Grenzblätter oder primären Keimblätter: Exoderm (Epiblast) und Entoderm (Hypoblast). Unterschiede ihrer Zellen. Uebereinstimmung der ursprünglichen Gastrulation in den verschiedensten Hauptgruppen des Thierreichs. Die Gastrulation des Amphioxus; Uebergang der primären einaxigen in die secundäre zweiseitige und dreiaxige Gastrula-Form. Krümmung der Hauptaxe. Abplattung der Rückenseite, stärkeres Wachsthum der Bauchseite. Die secundären, abgeänderten oder cenogenetischen Formen der Gastrulation. Bedeutung und ungleiche Vertheilung des Nahrungsdotters. Totale und partielle Furchung. Holoblastische und meroblastische Eier. Scheibenförmige Furchung und Scheiben-Gastrula: Fische, Reptilien, Vögel. Oberflächliche Furchung und Blasen-Gastrula: Gliederthiere. Permanent zweiblättrige Körperbildung niederer Thiere. Die zweiblättrige uralte Stammform: Gastraea. Die Homologie der beiden primären Keimblätter.

Litteratur:

Ernst Haeckel, 1872. *Die Keimblätter-Theorie und der Stammbaum des Thierreichs.* (*In: Biologie der Kalkschwämme, Bd. 1, S.* 464.)

Derselbe, 1873—1884. *Studien zur Gastraea-Theorie.* (*Jenaische Zeitschr. für Naturw., Bd. VIII, IX, XI, XVIII.*)

E. Ray-Lankester, 1873. *On the primitive Cell-Layers of the embryo as the basis of genealogical classification of the animals.* (*Annals and Magazine of Nat. Hist. Vol. XI.*)

Derselbe, 1877. *Notes on the embryology and classification of the animal kingdom.* (*Quart. Journ. of microsc. science, Vol. XVII.*)

Francis Balfour, 1880. *Handbuch der vergleichenden Embryologie. 2 Bände.*

Derselbe, 1880. *On the structure and homology of the germinal layers of the embryo.* (*Quart. Journ. of microsc. science.*)

A. Kowalevsky, 1867—1880. *Entwickelungsgeschichte des Amphioxus, der Ascidien, der Sagitta, der Brachiopoden u. s. w.*

Carl Rabl, 1875—1880. *Entwickelungsgeschichte der Mollusken* (*Süsswasser-Pulmonaten, Malermuschel u. s. w.*). *Jenaische Zeitschr. für Naturw., Bd. IX, X etc.*

Berthold Hatschek, 1888. *Furchung und Gastrulation.* (*In: Lehrbuch der Zoologie S.* 92—110.)

Arnold Lang, 1888. *Die Eifurchung und Gastrulation der Metazoen.* (*In: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, II. Capitel, S.* 115—131.)

VIII.

Meine Herren!

Die ersten Vorgänge der individuellen Entwickelung, welche nach erfolgter Befruchtung der Eizelle und Bildung der Stammzelle eintreten, sind im ganzen Thierreiche wesentlich dieselben; sie beginnen überall mit der sogenannten Eifurchung und Keimblätterbildung. Nur die niedersten und einfachsten Thiere, die Urthiere oder Protozoen, machen davon eine Ausnahme; denn sie bleiben zeitlebens einzellig. Zu diesen Urthieren gehören die Amoeben, Gregarinen, Rhizopoden, Infusorien u. s. w. Da ihr ganzer Organismus nur durch einen einzige Zelle repräsentirt wird, können sie niemals „Keimblätter", d. h. bestimmt geformte Zellenschichten bilden. Alle übrigen Thiere dagegen, alle echten Thiere oder Metazoen (— wie wir sie im Gegensatz zu jenen Protozoen nennen —) bilden durch wiederholte Theilung der befruchteten Eizelle echte Keimblätter. Das gilt ebensowohl von den niederen Pflanzenthieren und Wurmthieren, wie von den höher entwickelten Weichthieren, Sternthieren, Gliederthieren und Wirbelthieren[55]).

Bei allen diesen Metazoen oder vielzelligen Thieren sind die wichtigsten Vorgänge der Keimung im Wesentlichen gleich, obgleich sie, äusserlich betrachtet, oft sehr verschieden erscheinen. Ueberall zerfällt die Stammzelle, welche aus der befruchteten Eizelle hervorgegangen ist, zunächst durch wiederholte Theilung in eine grosse Anzahl von einfachen Zellen. Diese Zellen sind alle directe Nachkommen oder Descendenten der Stammzelle und werden aus später zu erörternden Gründen als Furchungszellen oder „Furchungskugeln" bezeichnet (*Blastomera* oder *Segmentella*). Der wiederholte Theilungsprocess der Stammzelle, durch welchen die Furchungszellen entstehen, ist schon lange unter dem Namen der Eifurchung oder schlechtweg „Furchung" (*Segmentatio*) bekannt. Früher oder später treten die Furchungszellen zur Bildung einer runden (ursprünglich kugeligen) Keimblase (*Blastula*) zu-

sammen; dann aber sondern sie sich in zwei wesentlich verschiedene Gruppen und ordnen sich in zwei getrennte Zellenschichten: die beiden primären Keimblätter. Diese umschliessen eine Verdauungshöhle, den Urdarm, mit einer Oeffnung, dem Urmund. Die bedeutungsvolle Keimform, welche diese ältesten Primitiv-Organe besitzt, nennen wir Gastrula, den Vorgang ihrer Entstehung Gastrulation. Dieser ontogenetische Vorgang besitzt die höchste Bedeutung und ist der eigentliche Ausgangspunkt für die Gestaltung des echten Thierkörpers.

Die fundamentalen Keimungs-Processe der Eifurchung und der Keimblätterbildung sind erst in den letzten zwanzig Jahren vollkommen klar erkannt und in ihrer wahren Bedeutung richtig gewürdigt worden. Sie bieten in den verschiedenen Thiergruppen mancherlei auffallende Verschiedenheiten dar, und es war nicht leicht, die wesentliche Gleichheit oder Identität derselben im ganzen Thierreiche nachzuweisen. Erst nachdem ich 1872 die Gastraea-Theorie[40]) aufgestellt und später (1875) alle die einzelnen Formen der Eifurchung und Gastrulabildung auf eine und dieselbe Grundform zurückgeführt hatte, konnte jene wichtige Identität als wirklich bewiesen angesehen werden. Es ist damit ein einheitliches Gesetz gewonnen, welches die ersten Vorgänge der Keimung bei sämmtlichen Thieren beherrscht[56]).

Der Mensch verhält sich in Bezug auf diese ersten und wichtigsten Vorgänge jedenfalls durchaus gleich den übrigen höheren Säugethieren, und zunächst den Affen. Da der menschliche Keim oder Embryo selbst noch in einem viel späteren Stadium der Ausbildung, wo bereits Gehirnblasen, Augen, Gehörorgane, Kiemenbogen etc. angelegt sind, nicht wesentlich von dem gleichgeformten Keime der übrigen höheren Säugethiere verschieden ist (Taf. VII, erste Reihe), so dürfen wir mit voller Sicherheit annehmen, dass auch die ersten Vorgänge der Keimung, der Eifurchung und Keimblätterbildung, dieselben sind. Wirklich beobachtet sind diese Verhältnisse allerdings bisher noch nicht. Denn es hat sich noch niemals Gelegenheit geboten, ein menschliches Weib unmittelbar nach erfolgter Befruchtung zu zergliedern und die Stammzelle oder die Furchungszellen in deren Eileiter aufzusuchen. Da aber sowohl die jüngsten wirklich beobachteten menschlichen Embryonen (in Form von Keimblasen), als auch die darauf folgenden weiter entwickelten Keimformen mit denjenigen des Kaninchens, des Hundes und anderer höherer Säugethiere wesentlich übereinstimmen, so wird kein vernünftiger Mensch daran zweifeln, dass auch die Ei-

furchung und Keimblätterbildung hier gerade so wie dort verläuft, und wie es Fig. 12—17 auf Tafel II schematisch darstellen[57]).

Nun ist aber die besondere Form, welche die Eifurchung und Keimblätterbildung bei den Säugethieren besitzt, keineswegs die ursprüngliche, einfache und palingenetische Form der Keimung. Vielmehr ist dieselbe in Folge von zahlreichen embryonalen Anpassungen sehr stark abgeändert, gestört oder cenogenetisch modificirt. Wir können dieselbe daher unmöglich an und für sich allein verstehen. Vielmehr müssen wir, um zu diesem Verständniss zu gelangen, die verschiedenen Formen der Eifurchung und Keimblätterbildung im Thierreiche vergleichend betrachten; und vor allen müssen wir die ursprüngliche, palingenetische Form derselben aufsuchen, aus welcher die abgeänderte, cenogenetische Form der Säugethier-Keimung erst viel später allmählich entstanden ist.

Diese ursprüngliche, palingenetische Form der Eifurchung und Keimblätterbildung besteht im Stamme der Wirbelthiere, zu welchem der Mensch gehört, heutzutage einzig und allein noch beim niedersten und ältesten Gliede dieses Stammes, bei dem wunderbaren Lanzetthierchen oder *Amphioxus* (vergl. den XVI. und XVII. Vortrag, sowie Taf. X und XI). Dieselbe palingenetische Form der Keimung finden wir aber in ganz gleicher Weise auch noch bei vielen niederen, wirbellosen Thieren vor, so z. B. bei der merkwürdigen Seescheide (*Ascidia*), bei der Teichschnecke (*Limnaeus*), beim Pfeilwurm (*Sagitta*), ferner bei sehr vielen Sternthieren und Pflanzenthieren, so z. B. beim gewöhnlichen Seestern und Seeigel, bei vielen Medusen und Korallen und bei den einfachsten Schwämmen (*Olynthus*). Wir wollen hier als Beispiel die palingenetische Eifurchung und Keimblätterbildung einer achtzähligen Einzelkoralle betrachten, welche ich 1873 im Rothen Meere entdeckt und in meinen „Arabischen Korallen“ als *Monoxenia Darwinii* beschrieben habe[58]).

Die befruchtete Eizelle dieser Koralle (Fig. 29 *A*, *B*) zerfällt zunächst durch Theilung in zwei gleiche Zellen (*C*). Zuerst theilt sich der Kern der Stammzelle in zwei gleiche Hälften; diese stossen sich ab, weichen auseinander und wirken als Anziehungs-Mittelpunkte auf das umgebende Protoplasma; in Folge dessen schnürt sich das letztere durch eine Ringfurche ringsherum ein und geht ebenfalls in zwei gleiche Hälften auseinander. Jede der beiden so entstandenen „Furchungszellen“ zerfällt auf dieselbe Weise wiederum in zwei gleiche Zellen, und zwar liegt die Trennungsebene dieser beiden letzteren senkrecht auf derjenigen der beiden ersteren

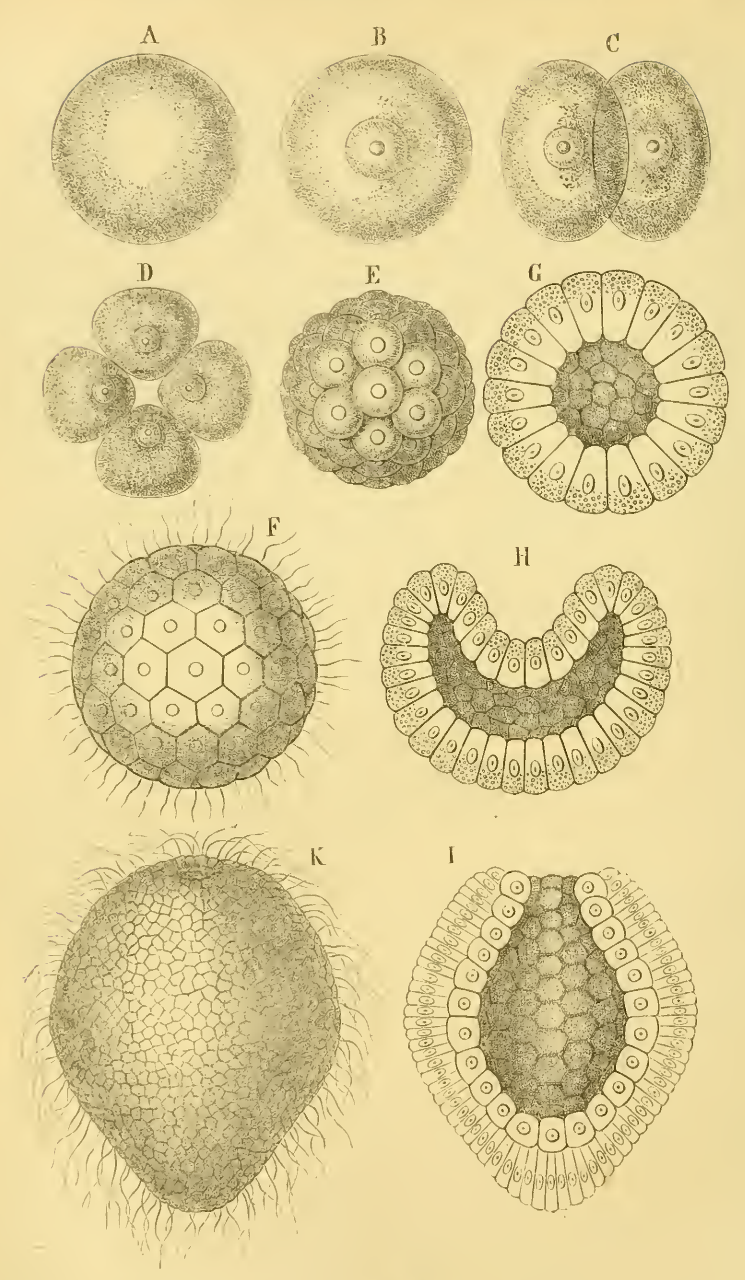


Fig. 29. **Gastrulation einer Koralle** (*Monoxenia Darwinii*). *A*, *B*. Stammzelle (Cytula) oder befruchtete Eizelle. In Fig. *A* (unmittelbar nach erfolgter Befruchtung) ist der Kern nicht sichtbar, in Fig. *B* (etwas später) sehr deutlich. *C* Zwei Furchungszellen. *D* Vier Furchungszellen. *E* Maulbeerkeim (Morula). *F* Blasenkeim (Blastula). *G* Blasenkeim im Durchschnitt. *H* Haubenkeim (Depula oder eingestülpter Blasenkeim) im Durchschnitt. *I* Gastrula im Längsdurchschnitt. *K* Gastrula oder Becherkeim, von aussen betrachtet.

(Fig. *D*). Die vier gleichen Furchungszellen (die Enkelinnen der Stammzelle) liegen in einer Ebene. Jetzt theilt sich jede derselben abermals in zwei gleiche Hälften, und wiederum geht die Theilung des Zellkernes derjenigen des umhüllenden Protoplasma voraus. Die so entstandenen acht Furchungszellen zerfallen auf die gleiche Weise wieder in sechzehn. Aus diesen werden durch abermalige Theilung 32 Furchungszellen. Indem jede von diesen sich halbirt, entstehen 64, weiterhin 128 Zellen u. s. w.[59]). Das End-Resultat dieser wiederholten gleichmässigen Zweitheilung ist die Bildung eines kugeligen Haufens von gleichartigen Furchungszellen, und diesen nennen wir Maulbeerkeim (*Morula*). Die Zellen liegen so dicht gedrängt an einander, wie die Körner einer Maulbeere oder Brombeere, und daher erscheint die Oberfläche der Kugel im Ganzen höckerig (Fig. *E*). (Vergl. auch Fig. 3 auf Taf. II)[60]).

Nachdem die Eifurchung dergestalt beendigt ist, verwandelt sich der dichte Maulbeerkeim in eine hohle kugelige Blase. Wässerige Flüssigkeit oder Gallerte sammelt sich in der Mitte der dichten Kugel an; die Furchungszellen weichen auseinander und begeben sich alle an die Oberfläche derselben. Hier platten sie sich durch gegenseitigen Druck vielflächig ab, nehmen die Gestalt von abgestutzten Pyramiden an und ordnen sich in eine einzige Schicht regelmässig neben einander (Fig. *F*, *G*). Diese Zellenschicht heisst die Keimhaut (*Blastoderma*); die gleichartigen Zellen, welche dieselbe in einfacher Lage zusammensetzen, nennen wir Keimhautzellen (*Cellulae blastodermicae*), und die ganze hohle Kugel, deren Wand die letzteren bilden, heisst Keimhautblase, auch kurz „Keimblase" oder „Blasenkeim" (*Blastula* oder *Blastosphaera*, früher *Vesicula blastodermica* genannt)[61]). Der innere Hohlraum der Kugel, der mit klarer Flüssigkeit oder Gallerte gefüllt ist, heisst „Furchungshöhle" (*Cavum segmentarium*) oder Keimhöhle (*Blastocoelon*).

Bei unserer Koralle, wie bei vielen anderen niederen Thieren, beginnt schon jetzt der junge Thierkeim sich selbstständig zu bewegen und im Wasser umherzuschwimmen. Es wächst nämlich aus jeder Keimhautzelle ein dünner und langer, fadenförmiger Fortsatz hervor, eine Peitsche oder Geissel; und diese führt selbstständig langsame, bald raschere Schwingungen aus (Fig. *F*). Jede Keimhautzelle wird so zu einer schwingenden „Geisselzelle". Durch die vereinigte Kraft aller dieser schwingenden Geisseln wird die ganze kugelige Keimhautblase drehend oder rotirend im Wasser umher-

getrieben. Bei vielen anderen Thieren, insbesondere bei solchen, wo sich der Keim innerhalb geschlossener Eihüllen entwickelt, bilden sich die schwingenden Geisselfäden an den Keimhautzellen erst später oder kommen überhaupt nicht zur Ausbildung. Die Keimhautblase kann wachsen und sich ausdehnen, indem sich die Keimhautzellen durch fortgesetzte Theilung (in der Kugelfläche!) vermehren und im inneren Hohlraum noch mehr Flüssigkeit ausgeschieden wird. Es giebt noch heute einige Organismen, welche auf der Bildungsstufe der Blastula zeitlebens stehen bleiben, Hohlkugeln, welche durch Flimmerbewegung im Wasser umherschwimmen, und deren Wand aus einer einzigen Zellenschicht besteht: die Kugelthierchen (*Volvox*), die Flimmerkugeln (*Magosphaera, Synura*) u. a. Wir werden auf die hohe phylogenetische Bedeutung dieser wichtigen Thatsache später (im XIX. Vortrage) zurückkommen.

Jetzt tritt ein sehr wichtiger und merkwürdiger Vorgang ein, nämlich die Einstülpung der Keimblase (*Invaginatio Blastulae,* Fig. *H*). Aus der Kugel mit einschichtiger Zellenwand wird ein Becher mit zweischichtiger Zellenwand (vergl. Fig. *G*, *H, I*). An einer bestimmten Stelle der Kugeloberfläche bildet sich eine Abplattung, die sich zu einer Grube vertieft. Diese Grube wird tiefer und tiefer; sie wächst auf Kosten der inneren Keimhöhle oder Furchungshöhle. Die letztere nimmt immer mehr ab, je mehr sich die erstere ausdehnt. Endlich verschwindet die innere Keimhöhle ganz, indem sich der innere, eingestülpte Theil der Keimhaut (oder die Wand der Grube) an den äusseren, nicht eingestülpten Theil derselben innig anlegt. Zugleich nehmen die Zellen der beiden Theile verschiedene Gestalt und Grösse an; die inneren Zellen werden mehr rundlich, die äusseren mehr länglich (Fig. *I*). So bekommt der Keim die Gestalt eines becherförmigen oder krugförmigen Körpers, dessen Wand aus zwei verschiedenen Zellenschichten besteht, und dessen innere Höhlung sich am einen Ende (an der ursprünglichen Einstülpungsstelle) nach aussen öffnet. Diese höchst wichtige und interessante Keimform nennen wir Becherkeim oder Becherlarve (*Gastrula*, Fig. 29, *I* im Längsschnitt, *K* von aussen)[62].

Die bemerkenswerthe Zwischenstufe der Entwickelung, welche beim Uebergang der Keimblase in die Becherlarve auftritt (Fig. *H*), habe ich in meiner „Natürlichen Schöpfungsgeschichte", (VIII. Aufl., p. 505) als Haubenkeim oder *Depula* unterschieden: „Auf diesem Zwischen-Zustand existiren neben einander zwei Höhlen im Keime: die ursprüngliche Keimhöhle (*Blastocoel*) in Rückbildung be-

griffen, und die Urdarmhöhle (*Progaster*) in Fortbildung befindlich. Letztere dehnt sich immer weiter aus auf Kosten der ersteren; doch bleibt bei vielen Metazoen ein Rest der Keimhöhle

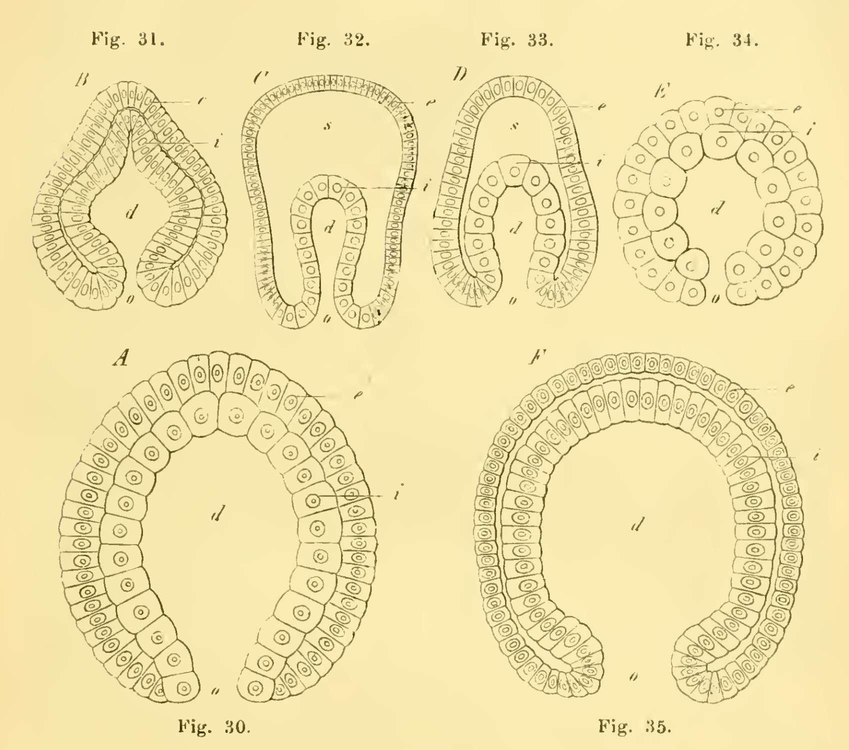


Fig. 30 (*A*). **Gastrula eines einfachsten Pflanzenthieres, einer Gastraeade** (*Gastrophysema*), HAECKEL.

Fig. 31 (*B*). **Gastrula eines Wurmes** (Pfeilwurm, *Sagitta*) nach KOWALEVSKY.

Fig. 32 (*C*). **Gastrula eines Echinodermen** (Seestern, *Uraster*), nicht völlig eingestülpt (Depula), nach ALEXANDER AGASSIZ.

Fig. 33 (*D*). **Gastrula eines Arthropoden** (Urkrebs, *Nauplius*) (wie 32).

Fig. 34 (*E*). **Gastrula eines Mollusken** (Teichschnecke, *Limnaeus*), nach CARL RABL.

Fig. 35 (*F*). **Gastrula eines Wirbelthieres** (Lanzetthierchen, *Amphioxus*), nach KOWALEVSKY. (Frontal-Ansicht.)

Ueberall bedeutet: *d* Urdarmhöhle. *o* Urmund. *s* Furchungshöhle. *i* Entoderm (Darmblatt). *e* Exoderm (Hautblatt).

bestehen und kann eine „falsche Leibeshöhle" bilden (*Pseudocoel*). Diese letztere ist bisweilen ausgedehnt und wird auch öfters als die „primäre Leibeshöhle" der Metazoen bezeichnet, im Gegensatze zu der „secundären Leibeshöhle" oder dem Enterocoel, welche später bei den Wirbelthieren aus dem Urdarm hervorwächst (vergl. den X. Vortrag).

Die Gastrula halte ich für die wichtigste und bedeutungsvollste Keimform des Thierreichs. Denn bei allen echten Thieren (nach Ausschluss der Protozoen) geht aus der Eifurchung entweder eine reine, ursprüngliche, palingenetische Gastrula hervor (Fig. 29 *I*, *K*) oder doch eine gleichbedeutende cenogenetische Keimform, die secundär aus der ersteren entstanden ist und sich unmittelbar darauf zurückführen lässt. Sicher ist es eine Thatsache von höchstem Interesse und von der grössten Bedeutung, dass Thiere der verschiedensten Stämme: Wirbelthiere, Weichthiere, Gliederthiere, Sternthiere, Wurmthiere und Pflanzenthiere sich aus einer und derselben Keimform entwickeln. Als redende Beispiele stelle ich Ihnen hier einige reine Gastrula-Formen aus verschiedenen Thierstämmen neben einander (Fig. 30—35, Erklärung oben).

Bei dieser ausserordentlichen Bedeutung der Gastrula müssen wir die Zusammensetzung ihrer ursprünglichen Körperform auf das Genaueste untersuchen. Gewöhnlich ist die typische reine Gastrula sehr klein, mit blossem Auge nicht sichtbar oder höchstens unter günstigen Umständen als ein feiner Punkt erkennbar, meistens von $^1/_{20}$—$^1/_{10}$, seltener von $^1/_5$—$^1/_2$ mm Durchmesser (bisweilen mehr). Ihre Gestalt gleicht meistens einem rundlichen Becher; bald ist sie mehr eiförmig, bald mehr ellipsoid oder spindelförmig, bei einigen mehr halbkugelig oder fast kugelig, bei anderen wiederum mehr in die Länge gestreckt oder fast cylindrisch. Sehr charakteristisch ist die geometrische Grundform des Körpers, welche durch eine einzige Axe mit zwei verschiedenen Polen bestimmt wird. Diese Axe ist die Hauptaxe oder Längsaxe des späteren Thierkörpers; der eine Pol ist der Mundpol (Oralpol); der entgegengesetzte der Gegenmundpol (Aboralpol). Bei den Bilaterien oder den höheren Thieren mit zweiseitiger Grundform nimmt die cenogenetisch abgeänderte Gastrula gewöhnlich schon frühzeitig ebenfalls die bilaterale (dreiaxige) Grundform an (Fig. 39, S. 168). Durch die einaxige (oder monaxonie) Grundform unterscheidet sich die Gastrula sehr wesentlich von der kugeligen Blastula und Morula, bei denen alle Körperaxen gleich sind [63]). Der Querschnitt der primären Gastrula ist kreisrund.

Die innere Höhle des Gastrula-Körpers bezeichne ich als Urdarm (*Progaster*) und seine Oeffnung als Urmund (*Prostoma*). Denn jene Höhle ist die ursprüngliche Ernährungshöhle oder Darmhöhle des Körpers, und diese Oeffnung hat anfänglich zur Nahrungsaufnahme in denselben gedient. Später allerdings verhalten sich Urdarm und Urmund in den verschiedenen Thierstämmen sehr ver-

schieden. Bei den meisten Pflanzenthieren und vielen Wurmthieren bleiben sie zeitlebens bestehen. Bei den meisten höheren Thieren hingegen, und so auch bei den Wirbelthieren, geht nur der grössere mittlere Theil des späteren Darmrohrs aus dem Urdarm hervor; die spätere Mundöffnung bildet sich neu, während der Urmund zuwächst. Wir müssen also wohl unterscheiden zwischen dem Urmund und Urdarm der Gastrula einerseits, und zwischen dem Nachdarm und Nachmund des ausgebildeten Wirbelthieres anderseits [64].

Von der grössten Bedeutung sind die beiden Zellenschichten, welche die Urdarm-Höhle umschliessen und deren Wand allein zusammensetzen. Denn diese beiden Zellenschichten, die einzig und allein den ganzen Körper bilden, sind nichts Anderes, als die beiden primären Keimblätter oder die Urkeimblätter (*Blastophylla*). Ihre fundamentale Bedeutung wurde schon in der historischen Einleitung (im III. Vortrage) hervorgehoben. Die äussere Zellenschicht ist das Hautblatt oder *Exoderma* (Fig. 30—35 *e*); die innere Zellenschicht ist das Darmblatt oder *Entoderma i*). Ersteres wird auch oft als Ectoblast oder Epiblast, letzteres als Endoblast oder Hypoblast bezeichnet. Aus diesen beiden primären Keimblättern allein baut sich der ganze Körper bei allen Metazoen oder vielzelligen Thieren auf. Das Hautblatt liefert die äussere Oberhaut, das Darmblatt hingegen die innere Darmhaut. Zwischen beiden Keimblättern bildet sich später das mittlere Keimblatt (*Mesoderma*) und die mit Blut oder Lymphe erfüllte Leibeshöhle (*Coeloma*) [65].

Die beiden primären Keimblätter wurden zuerst im Jahre 1817 von Pander beim bebrüteten Hühnchen klar unterschieden, das äussere als seröses, das innere als mucöses Blatt oder Schleimblatt (S. 43). Aber ihre volle Bedeutung wurde erst von Baer erkannt, welcher in seiner classischen Entwickelungsgeschichte (1828) das äussere als animales, das innere als vegetatives bezeichnete. Diese Bezeichnung ist insofern passend, als aus dem äusseren Blatte vorzugsweise (wenn auch nicht ausschliesslich) die animalen Organe der Empfindung: Haut, Nerven und Sinnesorgane entstehen; hingegen aus dem inneren Blatte vorzugsweise die vegetativen Organe der Ernährung und Fortpflanzung, namentlich der Darm und das Blutgefässsystem. Zwanzig Jahre später (1849) wies dann Huxley darauf hin, dass bei vielen niederen Pflanzenthieren, namentlich Medusen, der ganze Körper eigentlich zeitlebens nur aus diesen beiden primären Keimblättern besteht. Bald darauf führte Allman (1853) für dieselben die Benennung ein, die bald

allgemein angenommen wurde; er nannte das äussere Ectoderm oder Exoderm (Aussenblatt), das innere Endoderm oder Entoderm (Innenblatt). Aber erst seit dem Jahre 1867 wurde (vorzugsweise von KOWALEVSKY) durch vergleichende Beobachtung der Nachweis geführt, dass auch bei wirbellosen Thieren der verschie-

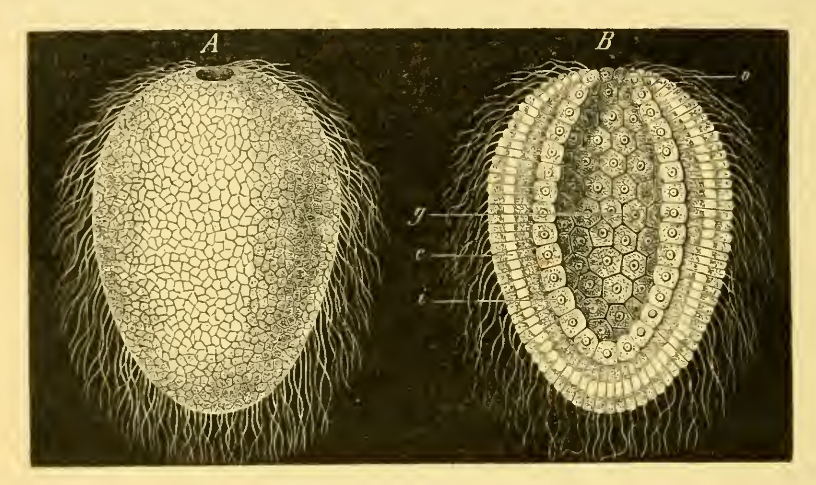


Fig. 36. **Gastrula eines niederen Schwammes (Olynthus).** *A* von aussen, *B* im Längsschnitte durch die Axe. *g* Urdarm (primitive Darmhöhle). *o* Urmund (primitive Mundöffnung). *i* Innere Zellenschicht der Körperwand (inneres Keimblatt, Entoderm, Endoblast oder Darmblatt). *e* Aeussere Zellenschicht (äusseres Keimblatt, Exoderm, Ectoblast oder Hautblatt).

densten Klassen, bei Wurmthieren, Weichthieren, Sternthieren und Gliederthieren der Körper sich aus denselben beiden primären Keimblättern aufbaut. Endlich habe ich selbst auch bei den niedersten Pflanzenthieren, bei den Schwämmen oder Spongien, dieselben (1872) nachgewiesen und zugleich in meiner Gastraea-Theorie den Beweis zu führen gesucht, dass diese „Grenzblätter" überall, von den Schwämmen und Korallen bis zu den Insecten und Wirbelthieren hinauf, also auch beim Menschen als gleichbedeutend oder homolog aufzufassen sind. Diese fundamentale „Homologie der primären Keimblätter und des Urdarms" ist im Laufe der letzten zwanzig Jahre durch die sorgfältigen Untersuchungen zahlreicher vortrefflicher Beobachter bestätigt und jetzt für sämmtliche Metazoen fast allgemein anerkannt worden.

Gewöhnlich bieten auch schon am Gastrula-Keim die Zellen, welche die beiden primären Keimblätter zusammensetzen, erkennbare Verschiedenheiten dar. Meistens (wenn auch nicht immer) sind die Zellen des Hautblattes oder Exoderms (Fig. 36 *e*, 37 *e*)

kleiner, zahlreicher, heller, hingegen die Zellen des Darmblattes oder Entoderms (*i*) grösser, weniger zahlreich und dunkler. Das Protoplasma der Exoderm-Zellen ist klarer und fester, als die trübere und weichere Zellsubstanz der Entoderm-Zellen; letztere sind meist viel reicher an Dotterkörnern (Eiweiss- und Fettkörnchen) als erstere. Auch besitzen die Darmblattzellen gewöhnlich eine stärkere Verwandtschaft zu Farbstoffen und färben sich in Carminlösung, Anilin u. s. w. rascher und lebhafter als die Hautblattzellen. Die Kerne der Entoderm-Zellen sind meistens rundlich, diejenigen der Exoderm-Zellen hingegen länglich.

Diese physikalischen, chemischen und morphologischen Unterschiede der beiden Kleimblätter, welche ihrem physiologischen Gegensatze entsprechen, sind auch insofern von hohem Interesse, als sie uns den ersten und ältesten Vorgang der Sonderung oder Differenzirung im Thierkörper vor Augen führen. Die Keimhaut (*Blastoderma*), welche die Wand der kugeligen Keimhautblase oder Blastula bildet (Fig. 29 *F, G*), besteht bloss aus einer einzigen Schicht von gleichartigen Zellen. Diese Keimhautzellen oder Blastoderm-Zellen sind ursprünglich sehr regelmässig und gleichartig gebildet, von ganz gleicher Grösse, Form und Beschaffenheit. Meistens sind sie durch gegenseitigen Druck abgeplattet, sehr oft regelmässig sechseckig. Sie bilden das erste Gewebe des Metazoen-Organismus, ein einfaches Zellen-Pflaster oder Epithelium. Die Gleichmässigkeit dieser Zellen verschwindet früher oder später während der Einstülpung der Keimhautblase. Die Zellen, welche den eingestülpten, inneren Theil derselben (das spätere Entoderm) zusammensetzen, nehmen gewöhnlich schon während des Einstülpungs-Vorganges selbst (Fig. 29 *H*) eine andere Beschaffenheit an, als die Zellen, welche den äusseren, nicht eingestülpten Theil (das spätere Exoderm) constituiren. Wenn der Einstülpungs-Process vollendet ist, treten die histologischen Verschiedenheiten in den Zellen der beiden primären Keimblätter meist sehr auffallend hervor (Fig. 37). Die kleinen hellen Exoderm-Zellen (*e*) heben sich scharf von den grösseren dunkeln Entoderm-Zellen (*i*) ab. Häufig tritt diese Sonderung der beiden Zellenformen schon sehr frühzeitig während des Furchungs-Processes auf und ist an der Keimblase bereits sehr deutlich.

Wir haben bisher nur diejenige Form der Eifurchung und der Gastrula in's Auge gefasst, welche wir aus vielen und gewichtigen Gründen als die ursprüngliche, die primordiale oder palingenetische aufzufassen berechtigt sind. Wir können sie die

äquale oder gleichmässige Furchung nennen, weil die Furchungszellen zunächst (und oft bis zur Bildung des Blastoderms) gleich bleiben. Die daraus hervorgehende Gastrula bezeichnen wir als Glocken-Gastrula oder *Archigastrula*. In ganz gleicher Form, wie bei unserer Koralle (Monoxenia, Fig. 29), treffen wir dieselbe auch bei den niedersten Pflanzenthieren an, bei Gastrophysema (Fig. 30) und bei den einfachsten Schwämmen (Olynthus, Fig. 36); ferner bei vielen Medusen und Hydrapolypen, bei niederen Würmern verschiedener Klassen (Brachiopoden, Sagitta, Fig. 31), bei Mantelthieren (Ascidia, Taf. X, Fig. 1—4); sodann bei vielen Sternthieren (Fig. 32), niederen Gliederthieren (Fig. 33) und Weichthieren (Fig. 34); endlich ein wenig modificirt auch beim niedersten Wirbelthiere, (Amphioxus, Fig. 35; Taf. X, Fig. 1—10).



Fig. 37. **Zellen aus den beiden primären Keimblättern des Säugethieres (aus den beiden Schichten der Keimhaut).** *i* **grössere dunklere Zellen der inneren Schicht, des vegetativen Keimblattes oder Entoderms.** *e* **kleinere hellere Zellen der äusseren Schicht, des animalen Keimblattes oder Exoderms.**

Die Gastrulation des Amphioxus ist desshalb von besonderem Interesse, weil dieses niederste und älteste aller Wirbelthiere die grösste Bedeutung für die Phylogenie dieses Stammes, also auch für unsere Anthropogenie besitzt (vergl. den XVI. und XVII. Vortrag). Wie die vergleichende Anatomie der Wirbelthiere die verwickelten Verhältnisse im Körperbau der verschiedenen Klassen durch divergente Entwickelung aus jenem einfachsten „Urwirbelthier“ ableitet, so führt die vergleichende Ontogenie die verschiedenen secundären Gastrulations-Formen der Vertebraten auf die einfache, primäre Keimblätter-Bildung des Amphioxus zurück. Obwohl diese letztere, im Gegensatze zu den cenogenetischen Modificationen der ersteren, im Ganzen als palingenetisch zu betrachten ist, so unterscheidet sie sich doch schon in einigen Punkten von der ganz ursprünglichen Gastrulation, wie sie z. B. bei *Monoxenia* (Fig. 29) und bei *Sagitta* vorliegt. Aus der mustergültigen Darstellung von Hatschek (1881) geht hervor, dass die beiderlei Zellen-Arten der Keimblätter beim Amphioxus, wie bei vielen anderen Thieren, schon frühzeitig während des Furchungs-Processes ungleiche Beschaffenheit annehmen. Nur die vier ersten Furchungszellen, welche durch zwei verticale, sich rechtwinklig schneidende Theilungs-Ebenen ge-

trennt werden, sind vollkommen gleich (Taf. XI, Fig. 8). Die dritte, horizontale Furchungs-Ebene liegt nicht im Aequator des Eies, sondern ein wenig oberhalb desselben, so dass sie jene vier Blastomeren in ungleiche Hälften theilt: vier obere kleinere und vier untere grössere; jene bilden die animale, diese die vegetale Hemisphäre. Hatschek sagt daher mit Recht, dass die Eifurchung des *Amphioxus* keine streng äquale, sondern eine adäquale sei und sich der inäqualen nähere. Auch im weiteren Verlaufe des Furchungs-Processes bleibt der Grössen-Unterschied der beiderlei Zellgruppen bemerkbar; die kleineren, animalen Zellen der oberen Halbkugel theilen sich rascher als die grösseren vegetalen Zellen der unteren Hemisphäre (Fig. 38 *A, B*). Daher besteht denn auch die Keimhaut, welche am Ende des Furchungs-Processes die ein-

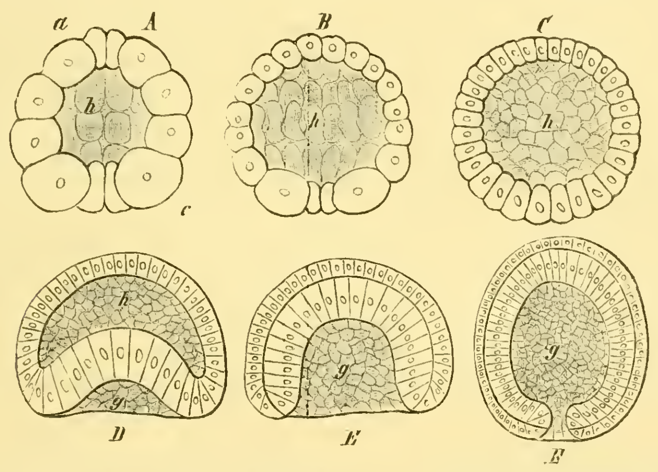


Fig. 38. Gastrulation des Amphioxus, nach Hatschek (verticale Durchschnitte durch die Ei-Axe). *A, B, C* drei Stadien der Blastula-Bildung; *D, E* Einstülpung der Blastula; *F* fertige Gastrula. *h* Furchungshöhle. *g* Urdarmhöhle.

schichtige Wand der kugeligen Keimblase bildet, nicht aus lauter gleichartigen und gleich grossen Zellen, wie bei *Sagitta* und *Monoxenia*; sondern die Zellen der oberen Blastoderm-Hälfte sind zahlreicher und kleiner (Mutterzellen des Exoderms), die Zellen der unteren Hälfte weniger zahlreich, aber grösser (Mutterzellen des Entoderms); mithin ist auch die Furchungshöhle der Keimblase (Fig. 38 *C, h*) nicht vollkommen kugelig, sondern ein abgeplattetes Sphäroid, mit ungleichen Polen der verticalen Axe. Während am Vegetal-Pole der Axe die Blastula eingestülpt wird, nimmt der Grössen-Unterschied der Keimhaut-Zellen beständig zu (Fig. 38

D, E); er ist am auffallendsten, nachdem die Invagination vollendet und die Furchungshöhle verschwunden ist (Fig. 38 *F*). Die grösseren vegetalen Zellen des Entoderms sind reicher an eingelagerten Körnern (Lecithellen) und daher trüber, als die kleineren und helleren animalen Zellen des Exoderms.

Aber nicht nur durch diese frühzeitige (oder cenogenetisch vorzeitige!) Sonderung der beiderlei Keimblatt-Zellen, sondern auch noch durch eine andere wichtige Eigenthümlichkeit entfernt sich die adäquale Gastrulation des *Amphioxus* von der typischen äqualen Eifurchung der *Sagitta*, der *Monoxenia* (Fig. 29) und des *Olynthus* (Fig. 36). Die reine Archigastrula dieser letzteren ist einaxig, ihr Querschnitt in der ganzen Länge kreisrund. Der Vegetal-Pol der verticalen Axe liegt genau in der Mitte des Urmundes. Bei der Gastrula des Amphioxus ist das nicht der Fall. Schon während der Einstülpung seiner Keimblase wird die ideale Axe nach einer Seite gekrümmt, indem das Wachsthum des Blastoderms (oder die Vermehrung seiner Zellen) an einer Seite lebhafter ist, als an der entgegengesetzten; die rascher wachsende und daher stärker gekrümmte Seite (Fig. 39 *v*) ist die künftige Bauchseite, die entgegengesetzte flachere ist die Rückenseite (*d*). Der Urmund, welcher ursprünglich, bei der typischen Archigastrula, am Vegetal-Pole der Hauptaxe lag, ist aus diesem auf die Rückenseite verschoben; und während seine beiden Lippen ursprünglich in einer auf der Hauptaxe senkrechten Ebene lagen, sind sie jetzt so verschoben, dass diese Ebene (die Urmund-Ebene) die Axe unter einem schiefen Winkel schneidet. Die dorsale Lippe liegt daher mehr oben und vorn, die ventrale Lippe mehr unten und hinten. In dieser letzteren, am ventralen Uebergang des Entoderms in das Exoderm liegen neben einander ein paar auffallend grosse Zellen, eine rechte und eine linke (Fig. 39 *p*); das sind die bedeutungsvollen Urmund-Polzellen, oder die „Urzellen des Mesoderms“.

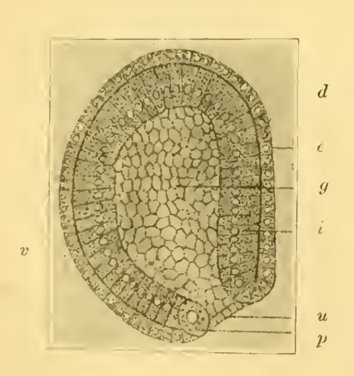


Fig. 39. Gastrula des Amphioxus in der Seiten-Ansicht von links (optischer Median-Schnitt). Nach HATSCHEK. *g* Urdarm, *u* Urmund, *p* peristomale Polzellen, *i* Entoderm, *e* Exoderm, *d* Rückenseite, *v* Bauchseite.

Durch diese wichtigen, schon im Laufe der Gastrulation auftretenden Sonderungen ist die ursprüngliche einaxige Grundform der Archi-

gastrula bei Amphioxus bereits in die dreiaxige übergegangen, und somit schon die dipleure, zweiseitige oder „bilateral-symmetrische“ Grundform des Wirbelthieres bestimmt. Die senkrechte Mittel-Ebene oder Sagittal-Ebene geht zwischen den beiden Urmund-Polzellen der Länge nach durch den Körper hindurch und theilt ihn in zwei gleiche Hälften oder Antimeren, rechte und linke. Der Urmund liegt am späteren Hinter-Ende, etwas oberhalb des Aboral-Pols der Längsaxe. Senkrecht auf dieser Hauptaxe steht in der Median-Ebene die Pfeilaxe (Sagittal-Axe) oder „Dorsoventral-Axe“, welche die Mittellinien der flachen Rückenseite und der gewölbten Bauchseite verbindet. Die horizontale Queraxe oder Lateral-Axe, senkrecht auf den beiden (ungleichpoligen) Axen, ist gleichpolig und geht quer herüber von rechts nach links. Somit zeigt bereits die Gastrula des Amphioxus die charakteristische dipleure, bilaterale oder zweiseitige Grundform des Wirbelthier-Körpers, und diese hat sich von ihr aus auf alle anderen modificirten Gastrula-Formen dieses Stammes übertragen.

Abgesehen von dieser zweiseitigen Grundform gleicht die Gastrula des Amphioxus darin der typischen Archigastrula der niederen Thiere (Fig. 30—36), dass beide primäre Keimblätter noch aus einer einzigen einfachen Zellenschicht bestehen. Offenbar ist das die älteste und ursprünglichste Form des Metazoen-Keims. Obgleich die vorher genannten Thiere den verschiedensten Klassen angehören, so stimmen sie doch unter einander und mit vielen anderen niederen Thieren darin überein, dass sie diese von ihren ältesten gemeinsamen Vorfahren überkommene palingenetische Form der Gastrulabildung durch conservative Vererbung bis auf den heutigen Tag beibehalten haben. Bei der grossen Mehrzahl der Thiere ist das aber nicht der Fall. Vielmehr ist bei diesen der ursprüngliche Vorgang der Keimung im Laufe vieler Millionen Jahre allmählich mehr oder minder abgeändert, durch Anpassung an neue Entwickelungs-Bedingungen gestört und modificirt worden. Sowohl die Eifurchung als auch die darauf folgende Gastrulation haben in Folge dessen ein mannichfach verschiedenes Aussehen gewonnen. Ja, die Verschiedenheiten sind im Laufe der Zeit so bedeutend geworden, dass man bei den meisten Thieren die Furchung nicht richtig gedeutet und die Gastrula überhaupt nicht erkannt hat. Erst durch ausgedehnte vergleichende Untersuchungen, welche ich vor längerer Zeit (in den Jahren 1866—1875) bei Thieren der verschiedensten Klassen angestellt habe, ist es mir gelungen, in jenen anscheinend so abweichenden Keimungs-Processen

denselben gemeinsamen Grundvorgang nachzuweisen und alle verschiedenen Keimungsformen auf die eine, bereits beschriebene, ursprüngliche Form der Keimung zurückzuführen. Im Gegensatze zu dieser primären palingenetischen Keimungsform betrachte ich alle übrigen, davon abweichenden Formen als secundäre, abgeänderte oder cenogenetische. Die mehr oder minder abweichende Gastrula-Form, welche daraus hervorgeht, kann man allgemein als secundäre, modificirte Gastrula odor Metagastrula bezeichnen.

Unter den zahlreichen und mannichfaltigen cenogenetischen Formen der Eifurchung und Gastrulation unterscheide ich wieder drei verschiedene Hauptformen: 1) die ungleichmässige Furchung (*Segmentatio inaequalis*, Taf. II, Fig. 7—17); 2) die scheibenförmige Furchung (*Segmentatio discoidalis*, Taf. III, Fig. 18—24) und 3) die oberflächliche Furchung (*Segmentatio superficialis*, Taf. III, Fig. 25—30). Aus der ungleichmässigen Furchung entsteht die Hauben-Gastrula (*Amphigastrula*, Taf. II, Fig. 11 und 17); aus der scheibenförmigen Furchung geht die Scheiben-Gastrula hervor (*Discogastrula*, Taf. III, Fig. 24); aus der oberflächlichen Furchung entwickelt sich die Blasen-Gastrula (*Perigastrula*, Taf. III, Fig. 29). Bei den Wirbelthieren, die uns hier zunächst interessiren, kommt die letztere Form gar nicht vor; diese ist dagegen die gewöhnlichste bei den Gliederthieren (Krebsen, Spinnen, Insecten u. s. w.). Die Säugethiere und Amphibien besitzen die ungleichmässige Furchung und die Hauben-Gastrula; ebenso die Schmelzfische (Ganoiden) und die Rundmäuler (Pricken und Inger). Hingegen finden wir bei den meisten Fischen und bei allen Reptilien und Vögeln die scheibenförmige Furchung und die Scheiben-Gastrula. (Vergl. die III. Tabelle.)

Der weitaus wichtigste Vorgang, welcher die verschiedenen cenogenetischen Formen der Gastrulation bedingt, ist die veränderte Ernährung des Eies und die Anhäufung von Nahrungsdotter in der Eizelle. Unter diesem Begriffe fassen wir verschiedene chemische Substanzen zusammen (haupsächlich Körner von Eiweiss- und Fett-Körpern), welche ausschliesslich als Nahrungs-Material für den Keim dienen. Da der Keim der Metazoen in der ersten Zeit seiner Entwickelung noch nicht im Stande ist, selbstständig sich Nahrung zu verschaffen, und daraus den Thierkörper aufzubauen, muss das nöthige Material dazu bereits in der Eizelle aufgespeichert sein. Wir unterscheiden daher in den Eiern allgemein als zwei Hauptbestandtheile den activen Bildungsdotter (*Protoplasma* oder *Vitellus formativus*) und den passiven

Nahrungsdotter (*Deutoplasma* oder *Vitellus nutritivus*, auch schlechtweg „Dotter“, *Lecithus*, genannt). Bei den kleinen palingenetischen Eiern, deren Furchung wir vorher untersucht haben, sind die Dotterkörnchen so klein und so gleichmässig im Protoplasma der Eizelle vertheilt, dass die regelmässige wiederholte Theilung derselben dadurch nicht beeinflusst wird. Bei der grossen Mehrzahl der Thier-Eier hingegen ist die Masse des Dotter-Vorraths mehr oder weniger ansehnlich, und derselbe ist in einem bestimmten Theile der Eizelle angehäuft, so dass man schon am unbefruchteten Ei diese „Proviantkammer“ von dem Bildungsdotter deutlich unterscheiden kann. Gewöhnlich tritt dann eine polare Differenzirung der Eizelle in der Weise ein, dass eine Hauptaxe an derselben sichtbar wird, und dass der Bildungsdotter (mit dem Keimbläschen) an einem Pole, der Nahrungsdotter hingegen am entgegengesetzten Pole dieser Eiaxe sich anhäuft; ersterer heisst dann der animale Pol, letzterer der vegetale Pol der Eiaxe.

Bei solchen „telolecithalen Eiern“ (z. B. bei den Cyclostomen und Amphibien, Taf. II, Fig. 7—11) erfolgt dann allgemein die Gastrulation in der Weise, dass bei der wiederholten Theilung des befruchteten Eies die animale (gewöhnlich obere) Hälfte sich rascher theilt als die vegetale (untere). Die Contractionen des activen Protoplasma, welche die fortgesetzte Zelltheilung bewirken, finden in der unteren vegetalen Hälfte grösseren Widerstand des passiven Deutoplasma, als in der oberen animalen Hälfte. Daher finden wir in der letzteren zahlreichere, aber kleinere, in der ersteren weniger zahlreiche, aber grössere Zellen. Die animalen Zellen liefern das äussere, die vegetalen das innere Keimblatt.

Obgleich diese „ungleichmässige Furchung“ der Rundmäuler, Ganoiden und Amphibien von der ursprünglichen „gleichmässigen Furchung“ (z. B. der Monoxenia, Fig. 29) sich auf den ersten Blick unterscheidet, haben doch beide Arten der Gastrulation das gemein, dass der Theilungs-Process fortdauernd die ganze Eizelle betrifft; Remak nannte sie daher totale Eifurchung und die betreffenden Eier holoblastisch. Anders verhält es sich bei der zweiten Hauptgruppe der Eier, welche er jenen als meroblastische gegenüberstellte; dazu gehören die bekannten grossen Eier der Vögel und Reptilien, sowie der meisten Fische. Die träge Masse des passiven Nahrungsdotters wird hier so gross, dass die Protoplasma-Contractionen des activen Bildungsdotters ihre Theilung nicht mehr zu bewältigen vermögen. Es erfolgt daher nur eine partielle Eifurchung. Während das Protoplasma im animalen

Bezirk der Eizelle sich unter lebhafter Vermehrung der Kerne fortdauernd theilt, bleibt das Deutoplasma im vegetalen Bezirk mehr oder weniger ungetheilt; es wird einfach als Nahrungsmaterial von den sich bildenden Zellen aufgezehrt. Je grösser die Masse des angehäuften Proviants, desto mehr erscheint der Furchungs-Process local beschränkt. Jedoch kann derselbe noch lange Zeit (selbst nachdem schon die Gastrulation mehr oder weniger vollendet ist) in der Weise fortdauern, dass die im Deutoplasma vertheilten vegetalen Zellkerne sich durch Theilung langsam vermehren; da jeder derselben von einer geringen Menge Protoplasma umhüllt ist, kann er sich später eine Portion des Nahrungsdotters aneignen und so eine wahre „Dotterzelle“ bilden (Merocyten). Wenn diese vegetale Zellbildung sich noch längere Zeit fortsetzt, nachdem bereits die beiden primären Keimblätter gesondert sind, bezeichnet man den Process als „Nachfurchung“ (Waldeyer).

Die meroblastischen Eier (Taf. III) finden sich bloss bei grösseren und höher entwickelten Thieren, und nur bei solchen, deren Embryo längere Zeit und reichliche Ernährung zu seiner Entwickelung innerhalb der Eihüllen bedarf. Je nachdem der Nahrungsdotter central im Innern der Eizelle oder excentrisch, an einer Seite derselben, angehäuft ist, unterscheiden wir zwei Gruppen von theilfurchenden Eiern, periblastische und discoblastische. Bei den ersteren, den periblastischen Eiern, ist der Nahrungsdotter central, im Innern der Eizelle eingeschlossen (daher sie auch „centrolecithale Eier“ genannt werden); der Bildungsdotter umgiebt ersteren blasenförmig und daher erfährt derselbe eine oberflächliche oder superficiale Furchung; eine solche findet sich im Stamme der Gliederthiere, bei den Krebsen, Spinnen, Insecten u. s. w. (Taf. III, Fig. 25—30). Bei den discoblastischen Eiern hingegen häuft sich der Nahrungsdotter einseitig, am vegetalen oder unteren Pole der senkrechten Ei-Axe an, während am oberen oder animalen Pole der Eikern und die Hauptmasse des Bildungsdotters liegt (daher solche Eier auch telolecithale genannt werden). Die Eifurchung beginnt hier am oberen Pole und führt zur Bildung einer dorsalen Keimscheibe. Das ist der Fall bei allen meroblastischen Wirbelthieren, bei den meisten Fischen, den Reptilien und Vögeln, und den eierlegenden Säugethieren (Schnabelthieren oder Monotremen).

Die Gastrulation der discoblastischen Eier, die uns hier zunächst interessirt, bietet der mikroskopischen Untersuchung und der einheitlichen Erkenntniss ausserordentliche Schwierig-

keiten dar. Diese zu überwinden ist erst den vergleichend-ontogenetischen Untersuchungen gelungen, welche zahlreiche ausgezeichnete Beobachter während des letzten Decenniums angestellt haben; vor Allen die Gebrüder Hertwig, Rabl, Kupffer, Selenka, Rückert, Goette, Rauber u. A. Diese eingehenden und sorgfältigen, mit Hülfe der vervollkommneten modernen Technik (Färbungs- und Schnitt-Methoden) ausgeführten Untersuchungen haben in erfreulichster Weise die Anschauungen bestätigt, welche ich zuerst 1875 in meiner Abhandlung über „die Gastrula und die Eifurchung der Thiere" ausgeführt hatte. Da das klare Verständniss dieser phylogenetisch begründeten Anschauungen nicht allein für die Entwickelungs-Geschichte im Allgemeinen, sondern auch für die Anthropogenie im Besonderen von fundamentaler Bedeutung ist, gestatte ich mir dieselben hier nochmals kurz mit Beziehung auf den Vertebraten-Stamm zusammenzufassen:

1. Alle Wirbelthiere, mit Inbegriff des Menschen, sind phylogenetisch verwandt, Glieder eines einzigen natürlichen Stammes. 2. Daher müssen auch die ontogenetischen Grundzüge ihrer individuellen Entwickelung phylogenetisch zusammenhängen. 3. Da die Gastrulation des Amphioxus die einfachsten Verhältnisse in der ursprünglichen palingenetischen Form zeigt, muss diejenige der übrigen Wirbelthiere sich von der ersteren ableiten lassen. 4. Die cenogenetischen Abänderungen der letzteren werden um so bedeutender, je mehr Nahrungsdotter sich im Ei ansammelt. 5. Obgleich die Masse des Nahrungsdotters in den Eiern der discoblastischen Wirbelthiere sehr gross werden kann, geht doch in allen Fällen aus der Morula ebenso eine Keimblase oder Blastula hervor, wie bei den holoblastischen Eiern. 6. Ebenso entsteht in allen Fällen aus der Keimblase durch Einstülpung oder Invagination die Gastrula. 7. Die Höhle, welche durch diese Einstülpung im Keim entsteht, ist in allen Fällen der Urdarm (Progaster) und seine Oeffnung der Urmund (Prostoma). 8. Der Nahrungsdotter, gleichviel ob gross oder klein, liegt stets in der Bauchwand des Urdarms; die Zellen, welche nachträglich (durch „Nachfurchung") in demselben entstehen können (Merocyten), gehören ebenso dem inneren Keimblatt oder Endoblast an, wie die Zellen, welche die Urdarmhöhle unmittelbar einschliessen. 9. Der Urmund, welcher ursprünglich unten am Basal-Pol der verticalen Ei-Axe liegt, wird durch das Dotter-Wachsthum nach hinten und dann nach oben, auf die Dorsal-Seite des Keimes gedrängt; die verticale Axe des Urdarms wird dadurch allmählich in horizontale Lage gedrängt. 10. Der

Urmund kommt bei allen Wirbelthieren früher oder später zum Verschlusse und geht nicht in die bleibende Mundöffnung über; vielmehr entspricht der Urmund-Rand, das „Properistom“, der späteren After-Gegend. Von dieser bedeutungsvollen Stelle geht weiterhin die Bildung des mittleren Keimblattes aus, das von hier aus zwischen die beiden primären Keimblätter hineinwächst.

Die ausgedehnten vergleichenden Untersuchungen der vorher erwähnten Forscher haben ferner ergeben, dass bei den discoblastischen höheren Wirbelthieren (den drei Amnioten-Klassen) der lange vergeblich gesuchte „Urmund“ der Keimscheibe überall an deren Hinterende sich findet und nichts Anderes ist, als die längst bekannte „Primitivrinne“. Das ist eine in der hinteren Rückenfläche der scheibenförmigen Gastrula gelegene Rinne, die früher irrthümlich mit dem Hintertheil des Medullar-Rohrs verwechselt wurde. Allerdings steht sie mit diesem eine Zeitlang in directem Zusammenhang (durch den später zu besprechenden *Canalis neuroentericus*); allein ursprünglich ist sie nach Anlage und Bedeutung ganz davon verschieden. Die beiden parallelen Längswülste, welche diese schmale, in der Mittellinie gelegene „Primitivrinne“ einschliessen, sind die beiden Urmund-Lippen, rechte und linke. Der Urmund, der ursprünglich (bei den holoblastischen Wirbelthieren) eine kleine kreisrunde Oeffnung ist, ändert also (in Folge der wachsenden Anhäufung des Nahrungsdotters und der dadurch bedingten Ausdehnung der Bauchwand des Urdarms) nicht allein seine Lage und Richtung, sondern auch seine Gestalt und Ausdehnung. Er verwandelt sich zunächst in eine sichelförmige Querspalte („Sichelrinne“), an der wir eine ventrale (untere) und eine dorsale (obere) Urmundlippe unterscheiden. Die breite Querspalte wird aber bald schmäler und verwandelt sich in eine Längsspalte (ähnlich einer „Hasenscharte“), indem rechte und linke Hälfte der „Sichelrinne“ (die sogenannten „Sichelhörner“) sich verkürzen, der Mitteltheil sich nach vorn verlängert, und indem die beiden Hälften der dorsalen Oberlippe nach vorn auswachsen; indem letztere sich später in der Medianlinie berühren, bilden sie den wichtigen sogenannten „Primitiv-Streif“.

Die Gastrulation lässt sich somit bei allen Wirbelthieren auf einen und denselben Vorgang zurückführen. Ebenso lassen sich auch die verschiedenen Formen derselben bei den wirbellosen Metazoen immer auf eine von jenen vier Hauptformen der Eifurchung reduciren. Mit Bezug auf die Unterscheidung der totalen und

partiellen Eifurchung stellt sich das Verhältniss der vier Furchungs-Formen zu einander folgendermaassen:

I. Palingenetische (ursprüngliche) Furchung	1. Gleichmässige Furchung (Glocken-Gastrula).	A. Totale Furchung (ohne selbstständigen Nahrungsdotter).
II. Cenogenetische (durch Anpassung abgeänderte) Furchung.	2. Ungleichmässige Furchung (Hauben-Gastrula).	
	3. Scheibenartige Furchung (Scheiben-Gastrula).	B. Partielle Furchung (mit selbstständigem Nahrungsdotter).
	4. Oberflächliche Furchung (Blasen-Gastrula).	

Die niedersten Metazoen, welche wir kennen, nämlich die niederen Pflanzenthiere (Spongien, einfachste Polypen u. s. w.), bleiben zeitlebens auf einer Bildungsstufe stehen, welche von der Gastrula nur sehr wenig verschieden ist; ihr ganzer Körper ist nur aus zwei Zellenschichten oder Blättern zusammengesetzt. Diese Thatsache ist von ausserordentlicher Bedeutung. Denn wir sehen, dass der Mensch, und überhaupt jedes Wirbelthier, rasch vorübergehend ein zweiblätteriges Bildungsstadium durchläuft, welches bei jenen niedersten Pflanzenthieren zeitlebens erhalten bleibt. Wenn wir hier wieder unser biogenetisches Grundgesetz anwenden, so gelangen wir sofort zu folgendem hochwichtigen Schlusse: „*Der Mensch und alle anderen Thiere, welche in ihrer ersten individuellen Entwickelungs-Periode eine zweiblätterige Bildungsstufe oder eine Gastrula-Form durchlaufen, müssen von einer uralten einfachen Stammform abstammen, deren ganzer Körper zeitlebens (wie bei den niedersten Pflanzenthieren noch heute) nur aus zwei verschiedenen Zellenschichten oder Keimblättern bestanden hat.*“ Wir wollen diese bedeutungsvolle uralte Stammform, auf welche wir später ausführlich zurückkommen müssen, vorläufig *Gastraea* (d. h. *Urdarmthier*) nennen [24]).

Nach dieser *Gastraea-Theorie* ist *ein Organ* bei allen vielzelligen Thieren ursprünglich von derselben morphologischen und physiologischen Bedeutung: der *Urdarm*; und ebenso müssen auch die beiden primären Keimblätter, welche die Wand des Urdarms bilden, überall als gleichbedeutend oder „*homolog*“ angesehen werden. Diese wichtige „*Homologie der beiden primären Keimblätter*“ wird einerseits dadurch bewiesen, dass überall die Gastrula ursprünglich auf dieselbe Weise entsteht, nämlich durch Einstülpung der Blastula; und anderseits dadurch, dass überall die-

selben fundamentalen Organe aus den beiden Keimblättern hervorgehen. Ueberall bildet das äussere oder animale Keimblatt, das Hautblatt oder Exoderm, die wichtigsten Organe des animalen Lebens: Hautdecke, Nervensystem, Sinnesorgane u. s. w. Hingegen entstehen aus dem inneren oder vegetativen Keimblatt, aus dem Darmblatt oder Entoderm, die wichtigsten Organe des vegetativen Lebens: die Organe der Ernährung. Verdauung, Blutbildung u. s. w.

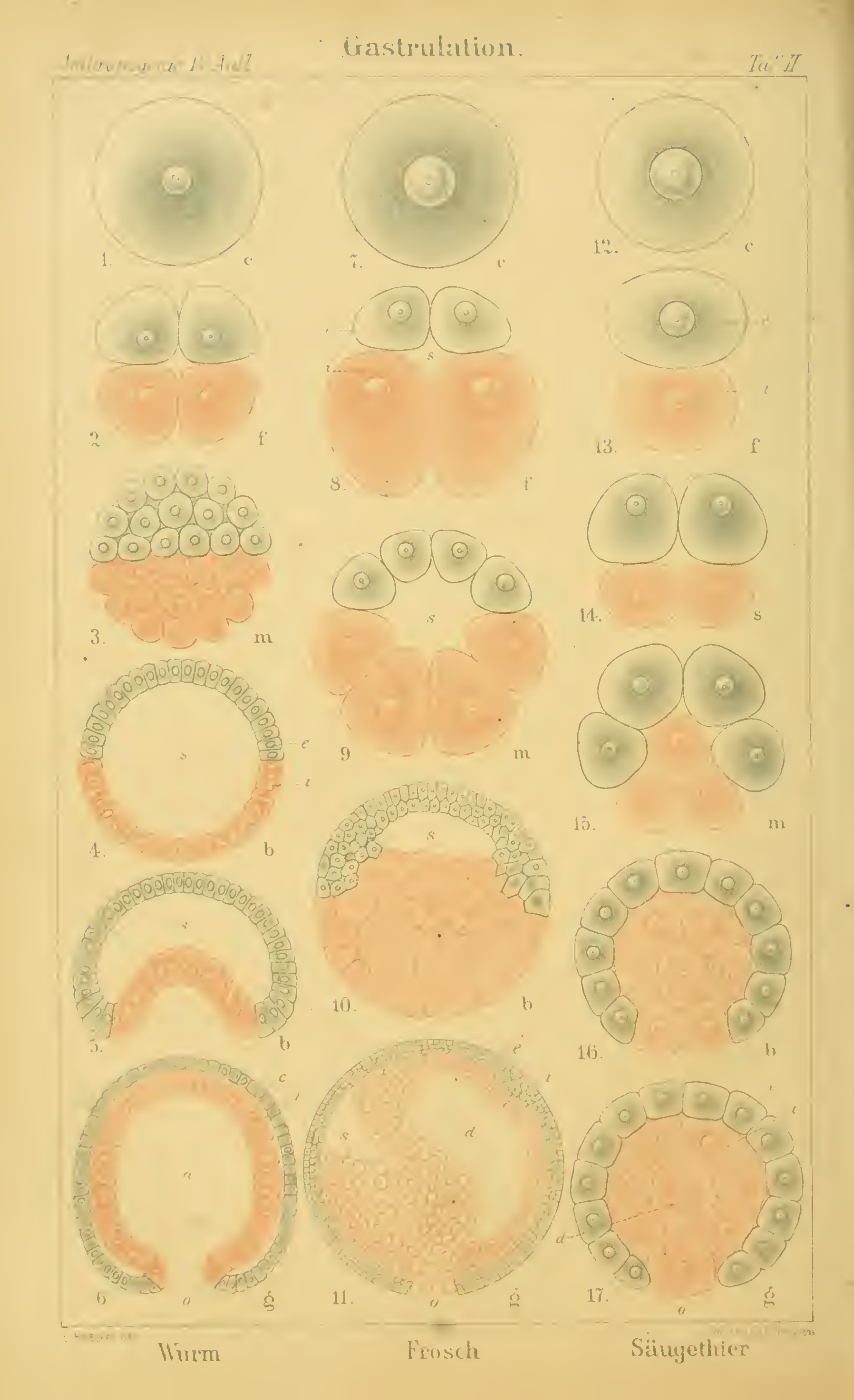
Bei denjenigen niederen Pflanzenthieren, deren ganzer Körper zeitlebens auf der zweiblättrigen Bildungsstufe stehen bleibt, bei den Gastraeaden, den einfachsten Spongien (*Olynthus*) und Polypen (*Hydra*), bleiben auch diese beiden Functions-Gruppen, animale und vegetative Leistungen, scharf auf die beiden einfachen primären Keimblätter vertheilt. Zeitlebens behält hier das äussere oder animale Keimblatt die einfache Bedeutung einer umhüllenden Decke (einer Oberhaut) und vollzieht zugleich die Bewegungen und Empfindungen des Körpers. Hingegen die innere Zellenschicht oder das vegetative Keimblatt besitzt zeitlebens die einfache Bedeutung des Darmepitheliums, einer ernährenden Darmzellenschicht und liefert ausserdem häufig noch die Fortpflanzungszellen [40].

Das bekannteste von diesen Gastraeaden oder „Gastrula-ähnlichen Thieren" ist der gemeine Süsswasser-Polyp (*Hydra*). Allerdings besitzt dieses einfachste aller Nesselthiere noch einen Kranz von Tentakeln oder Fangfäden, welcher den Mund umgiebt. Auch ist das äussere Keimblatt bereits etwas histologisch differenzirt. Aber diese Zuthaten sind erst secundär entstanden, und das innere Keimblatt ist eine ganz einfache Zellenschicht geblieben. In der Hauptsache hat auch die Hydra den einfachen Körperbau unserer uralten Stamm-Mutter *Gastraea* bis auf den heutigen Tag durch zähe Vererbung getreu conservirt (vergl. den XIX. Vortrag).

Bei allen übrigen Thieren, und namentlich bei allen Wirbelthieren, erscheint die Gastrula nur als ein rasch vorüber gehender Keim-Zustand. Hier verwandelt sich vielmehr bald das zweiblättrige Stadium der Keimanlage zunächst in ein dreiblättriges und dann in ein vierblättriges Stadium. Mit dem Zustandekommen von vier übereinander liegenden Keimblättern haben wir dann vorläufig wieder einen festen und sicheren Standpunkt gewonnen, von welchem aus wir die weiteren, viel schwierigeren und verwickelteren Vorgänge der Ausbildung beurtheilen und verfolgen können (X. Vortrag: Coelom-Theorie).



Gastrulation.



Gastrulation

18. e
19. f
20. f
21. m
22. b
23. v
24. g
25. e
26. f
27. m
28. b
29. g
30.

Fisch — Krebs



Erklärung von Tafel II und III.

Eifurchung und Gastrulabildung.

Die beiden Tafeln II und III sollen die wichtigsten Verschiedenheiten in der Eifurchung und Gastrulation der Thiere an schematischen Durchschnitten erläutern. Taf. II zeigt holoblastische Eier (mit totaler Furchung); Taf. III meroblastische Eier (mit partieller Furchung). Die animale Hälfte der Eier (Exoderm) ist durch graue, die vegetale Hälfte (Entoderm nebst Nahrungsdotter) durch rothe Farbe angedeutet. Der Nahrungsdotter ist senkrecht schraffirt. Alle Schnitte sind senkrechte Meridianschnitte (durch die Urdarm-Axe). Die Buchstaben bedeuten überall dasselbe: *c* Stammzelle (*cytula*). *f* Furchungszellen (*segmentella* oder *blastomera*). *m* Maulbeerkeim (*morula*). *b* Blasenkeim (*blastula*). *g* Becherkeim (*gastrula*). *s* Furchungshöhle (*blastocoelon*). *d* Urdarmhöhle (*progaster*). *o* Urmund (*prostoma*). *n* Nahrungsdotter (*lecithus*). *i* Darmblatt (*entoderma*). *e* Hautblatt (*exoderma*).

Fig. 1—6. **Gleichmässige oder aequale Eifurchung** eines niederen Metazoon (*Sagitta*, *Ascidia*). Fig. 1. Stammzelle (Cytula). Fig. 2. Furchungsstufe mit vier Furchungszellen. Fig. 3. Maulbeerkeim (Morula). Fig. 4. Blasenkeim (Blastula). Fig. 5. Derselbe in Einstülpung oder Invagination (Depula). Fig. 6. Glocken-Gastrula (Archigastrula).

Fig. 7—11. **Ungleichmässige oder inäquale Eifurchung** eines Amphibiums (Frosch). Fig. 7. Stammzelle (Cytula). Fig. 8. Furchungsstufe mit vier Furchungszellen. Fig. 9. Maulbeerkeim (Morula). Fig. 10. Blasenkeim (Blastula). Fig. 11. Hauben-Gastrula (Amphigastrula).

Fig. 12. **Ungleichmässige oder inäquale Eifurchung** eines Säugethieres (Kaninchen). Fig. 12. Stammzelle (Cytula). Fig. 13. Furchungsstufe mit zwei Furchungszellen (*e* Mutterzelle des Exoderm, *i* Mutterzelle des Entoderm). Fig. 14. Furchungsstufe mit vier Furchungszellen. Fig. 15. Beginnende Einstülpung des Blasenkeims. Fig. 16. Weiter vorgeschrittene Einstülpung. Fig. 17. Hauben-Gastrula (Amphigastrula).

Fig. 18—24. **Scheibenartige oder discoidale Eifurchung** eines Knochenfisches (Labrus Cottus?). Der grösste Theil des Nahrungsdotters (*n*) ist weggelassen. (Vergl. Fig. 54—59, S. 201—204). Fig. 18. Stammzelle (Cytula). Fig. 19. Furchungsstufe mit zwei Zellen. Fig. 20. Furchungsstufe mit 32 Zellen. Fig. 21. Maulbeerkeim (Morula). Fig. 22. Blasenkeim (Blastula). Fig. 23. Derselbe in Einstülpung begriffen (Depula). Fig. 24. Scheiben-Gastrula (Discogastrula).

Fig. 25—30. **Oberflächliche oder superficiale Eifurchung** eines Krebses (Peneus). Fig. 25. Stammzelle (Cytula). Fig. 26. Furchungsstufe mit acht Zellen (nur vier sind sichtbar). Fig. 27. Furchungsstufe mit 32 Zellen. Fig. 28. Maulbeerkeim (Morula) und zugleich Blasenkeim (Blastula). Fig. 29. Blasen-Gastrula (Perigastrula). Fig. 30. Uebergang der Perigastrula in den Nauplius-Keim; vor dem Urdarm (*d*) hat sich durch Einstülpung von aussen die Schlundhöhle gebildet.

(Vergl. die folgenden Tabellen III—VI.)

Dritte Tabelle.

Uebersicht über die wichtigsten Verschiedenheiten in der Eifurchung und Gastrula-Bildung der Thiere.

Die Thier-Stämme sind durch die Buchstaben *a*—*g* bezeichnet: *a* Pflanzenthiere. *b* Wurmthiere. *c* Weichthiere. *d* Sternthiere. *e* Gliederthiere. *f* Mantelthiere. *g* Wirbelthiere.

I. **Vollständige Furchung** *Segmentatio totalis* Holoblastische Eier.	**I. Ursprüngliche Furchung** (*Segmentatio aequalis*). Archiblastische Eier. **Glocken-Gastrula** (*Archigastrula*). Taf. II, Fig. 1—6.	*a* Viele niedere Pflanzenthiere (Schwämme, Hydrapolypen, Medusen, niedere Korallen). *b.* Viele niedere Wurmthiere (Sagitta, Phoronis, viele Nematoden u. s. w. Terebratula, Argiope, Pisidium). *c.* Einige niedere Weichthiere. *d* Viele Sternthiere (Echinodermen). *e* Wenige niedere Gliederthiere (einige Branchiopoden, Copepoden; Tardigraden, Pteromalinen). *f.* Viele Mantelthiere. *g.* Die Schädellosen (Amphioxus).
Gastrula ohne gesonderten Nahrungsdotter. *Hologastrula.*	**II. Ungleichmässige Furchung** (*Segmentatio inaequalis*). Amphiblastische Eier. **Hauben-Gastrula** (*Amphigastrula*). Taf. II, Fig. 7—17.	*a.* Zahlreiche Pflanzenthiere (viele Schwämme, Medusen, Korallen, Siphonophoren, Ctenophoren). *b.* Die meisten Würmer. *c.* Die meisten Weichthiere. *d.* Viele Sternthiere (Lebendig gebärende Arten und einige andere). *e.* Einige niedere Gliederthiere (sowohl Crustaceen, als Tracheaten). *f.* Viele Mantelthiere. *g.* Cyclostomen, Ganoidfische, Amphibien, Säugethiere (ausgeschlossen die Monotremen).
II. **Unvollständige Furchung.** *Segmentatio partialis.* Meroblastische Eier.	**III. Scheibenförmige Furchung** (*Segmentatio discoidalis*). Discoblastische Eier. **Scheiben-Gastrula** (*Discogastrula*). Taf. III, Fig. 18—24.	*c.* Tintenfische oder Cephalopoden. *e.* Manche Gliederthiere, Asseln, Skorpione u. A. *g.* Urfische, Knochenfische, Reptilien, Vögel, Monotremen.
Gastrula mit gesondertem Nahrungsdotter *Merogastrula.*	**IV. Oberflächliche Furchung** (*Segmentatio superficialis*). Periblastische Eier. **Blasen-Gastrula** (*Perigastrula*). Taf. III, Fig. 25—30.	*e* Die grosse Mehrzahl der Gliederthiere (Crustaceen, Myriapoden, Arachniden, Insecten).

Vierte Tabelle.

Uebersicht über die vier ersten Keimungs-Stufen der Thiere mit Rücksicht auf die vier verschiedenen Hauptformen der Eifurchung.

A. Vollständige Eifurchung (*Segmentatio totalis*).		**B. Unvollständige Eifurchung** (*Segmentatio partialis*).	
a. Ursprüngliche oder primordiale Eifurchung	b. Ungleichmässige oder inaequale Eifurchung.	c Scheibenartige oder discoidale Eifurchung	d. Oberflächliche oder superficiale Eifurchung.
Beispiele: *Monoxenia. Sagitta. Amphioxus.*	Beispiele: Cyclostomen. Amphibien. Säugethiere.	Beispiele: Fische. Reptilien. Vögel.	Beispiele: Crustaceen. Arachniden. Insecten.
I a. **Archicytula.** Archiblastische Stammzelle (Taf. II, Fig. 1). Eine einfache Zelle, in der Bildungsdotter und Nahrungsdotter nicht getrennt sind.	I b. **Amphicytula.** Amphiblastische Stammzelle (Taf. II, Fig. 7, 12). Eine einaxige Zelle, die am animalen Pole Bildungsdotter, und am vegetalen Pole Nahrungsdotter enthält, beide nicht scharf getrennt.	I c. **Discocytula.** Discoblastische Stammzelle (Taf. III, Fig. 18). Eine sehr grosse einaxige Zelle, die am animalen Pole Bildungsdotter, am vegetalen Pole Nahrungsdotter enthält, beide scharf getrennt.	I d. **Pericytula.** Periblastische Stammzelle. (Taf. III, Fig. 25). Eine grosse Zelle, die an der Peripherie Bildungsdotter, im Centrum Nahrungsdotter enthält.
II a. **Archimorula** (Taf. II, Fig. 3). Ein solider, meist kugeliger Haufen von lauter gleichartigen Zellen.	II b. **Amphimorula** (Taf. II, Fig. 9). Ein rundlicher Haufen aus zweierlei Zellen gebildet, kleineren am animalen Pole, grösseren am vegetalen Pole.	II c. **Discomorula** (Taf. III, Fig. 21). Eine flache Scheibe aus gleichartigen Zellen zusammengesetzt, auf dem animalen Pole des Nahrungsdotters.	II d. **Perimorula** (Taf. III, Fig. 27). Eine geschlossene Blase; eine Zellenschicht umschliesst den ganzen centralen Nahrungsdotter, welcher in Theilung begriffene Kerne einschliesst.
III a. **Archiblastula** (Taf. II, Fig. 4). Eine hohle (meist kugelige) Blase, deren Wand aus einer einzigen Schicht gleichartiger Zellen besteht.	III b. **Amphiblastula** (Taf. II, Fig. 10). Eine rundliche Blase, deren Wand am animalen Pole aus kleinen, am vegetalen Pole aus grossen Zellen besteht.	III c. **Discoblastula** (Taf. III, Fig. 22). Eine rundliche Blase, deren kleinere Hemisphäre aus den Furchungszellen, deren grössere aus dem Nahrungsdotter besteht.	III d **Periblastula** (Taf. III, Fig. 28). Eine geschlossene Blase; eine Zellenschicht umschliesst den ganzen centralen Nahrungsdotter; alle Kerne sind an die Oberfläche gerückt.
IV a. **Archigastrula** Glocken-Gastrula (Taf. II, Fig 6). Fig. 30—36, S. 161. Urdarm leer, ohne Nahrungsdotter. Primäre Keimblätter einschichtig.	IV b. **Amphigastrula.** Hauben-Gastrula (Taf. II, Fig. 11, 17). Fig. 44, 48, S 193, Urdarm theilweis von gefurchtem Nahrungsdotter erfüllt. Keimblätter oft mehrschichtig.	IV c. **Discogastrula.** Scheiben-Gastrula (Taf. III, Fig. 24) Fig. 54—59, S. 201—204. Urdarm von ungefurchtem Nahrungsdotter erfüllt. Flache Keimscheibe.	IV d. **Perigastrula.** Blasen-Gastrula (Taf. III, Fig. 29). Furchungshöhle von ungefurchtem Nahrungsdotter erfüllt. Urdarm oberflächlich.

Fünfte Tabelle.

Uebersicht über einige der wichtigsten Variationen im Rhythmus der Eifurchung.

(Nur die erste Spalte (Sagitta) zeigt den ursprünglichen, palingenetischen Rhythmus der Furchung, in regelmässiger geometrischer Progression. Alle übrigen Spalten zeigen abgeleitete, cenogenetische Modificationen. *c* = Stammzelle. *s* = Furchungszellen. *e* = Exoderm-Zellen. *i* = Entoderm-Zellen.)

I. Pfeilwurm (**Sagitta**)	II. Amphibium (**Frosch**.)	III. Säugethier (**Kaninchen**.)	IV. Schnecke (**Trochus**).	V. Wurm (**Fabricia**).	VI. Wurm (**Cyglogena**).
1 *c*	1 *c*	1 *c*	1 *c*	1 *c*	1 *c*
2 *s*	2 *s*	2 *s* (1 *e* + 1 *i*)	2 *s*	2 *s* (1 *e* + 1 *i*)	2 *s* (1 *e* + 1 *i*)
4 *s*	4 *s*	4 *s* (2 *e* + 2 *i*)	4 *s*	3 *s* (2 *e* + 1 *i*)	3 *s* (2 *e* — 1 *i*)
8 *s*	8 *s* (4 *e* + 4 *i*)	8 *s* (4 *e* + 4 *i*)	8 *s* (4 *e* + 4 *i*)	5 *s* (4 *e* + 1 *i*)	4 *s* 3 *e* + 1 *i*)
	12 *s* (8 *e* + 4 *i*)	12 *s* (8 *e* + 4 *i*)	12 *s* (8 *e* + 4 *i*)	6 *s* (4 *e* + 2 *i*)	5 *s* (4 *e* + 1 *i*)
16 *s*	16 *s* (8 *e* + 8 *i*)	16 *s* (8 *e* + 8 *i*)	20 *s* (16 *e* + 4 *i*)	10 *s* (8 *e* + 2 *i*)	6 *s* (5 *e* + 1 *i*)
	24 *s* (16 *e* + 8 *i*)	24 *s* (16 *e* + 8 *i*)	24 *s* (16 *e* + 8 *i*)	11 *s* (8 *e* + 3 *i*)	7 *s* (6 *e* + 1 *i*)
32 *s*	32 *s* (16 *e* + 16 *i*)	32 *s* (16 *e* + 16 *i*)	40 *s* (32 *e* + 8 *i*)	19 *s* (16 *e* + 3 *i*)	8 *s* (7 *e* + 1 *i*)
	48 *s* (32 *e* + 16 *i*)	48 *s* (32 *e* + 16 *i*)	44 *s* (32 *e* + 12 *i*)	21 *s* (16 *e* + 5 *i*)	9 *s* (8 *e* + 1 *i*)
64 *s* (32 *e* + 32 *i*)	64 *s* (32 *e* + 32 *i*)	64 *s* (32 *e* + 32 *i*)	76 *s* (64 *e* + 12 *i*)	37 *s* (32 *e* + 5 *i*)	10 *s* (9 *e* + 1 *i*).
	96 *s* (64 *e* + 32 *i*)	96 *s* (64 *e* + 32 *i*)	84 *s* (64 *e* + 20 *i*)	38 *s* (32 *e* + 6 *i*)	
128 *s* (64 *e* + 64 *i*	160 *s* (128 *e* + 32 *i*)		148 *s* (128 *e* + 20 *i*)	70 *s* (64 *e* + 6 *i*)	

Neunter Vortrag.

Die Gastrulation der Wirbelthiere.

„Es ist klar, dass die ersten Keimungs-Processe der Säugethiere — und vor allen ihre Eifurchung und Gastrulation — keineswegs (wie man bisher irrthümlich glaubte —) in einer sehr einfachen und ursprünglichen Form verlaufen, sondern im Gegentheil in einer sehr stark modificirten, zusammengezogenen und abgekürzten Form. Die Keimung der Säugethiere ist sehr stark cenogenetisch verändert, stärker als bei allen anderen Wirbelthieren. Ihre amphiblastische Keimungsform ist wahrscheinlich durch Rückbildung des Nahrungsdotters aus der discoblastischen Keimungsform ihrer Vorfahren entstanden."

Gastrulation der Säugethiere. (1877).

Holoblastische Vertebraten: Acranier, Cyclostomen, Amphibien, Säugethiere. Meroblastische Vertebraten: Fische, Reptilien, Vögel. Archigastrula des Amphioxus. Amphigastrula der Cyclostomen und Amphibien. Discogastrula der Fische, Vögel und Reptilien. Epigastrula der Säugethiere.

Inhalt des neunten Vortrages.

Phylogenetische Einheit des Wirbelthier-Stammes. Ontogenetische Einheit seiner Gastrulation. Historische Beziehungen der holoblastischen und meroblastischen Vertebraten. Inäquale Eifurchung und Amphigastrula der Amphibien (der schwanzlosen Frösche und der geschwänzten Salamander). Ihre Furchungshöhle (Blastocoel) und Urdarmhöhle (Rusconische Nahrungshöhle). Ableitung der partiellen Eifurchung aus der totalen. Discoblastische Wirbelthiere, mit Keimscheibe (scheibenförmige Gastrula). Pelagische Knochenfische mit kleinem und Haifische mit grossem Nahrungsdotter. Epigastrula (oder engmündige Scheiben-Gastrula) der Amnioten. Das Hühner-Ei und sein grosser Nahrungsdotter. Discoidale Gastrulation der Sauropsiden (Reptilien und Vögel) und Monotremen. Die Primitiv-Rinne des Amnioten-Keims ist der Urmund ihrer Scheiben-Gastrula. Phylogenetische Rückbildung des Nahrungsdotters bei den Säugethieren. Eierlegende und lebendig gebärende Mammalien. Gastrulation der Beutelratte und des Kaninchens. Superficiale Eifurchung der Gliederthiere.

Litteratur:

Ernst Haeckel, 1875. *Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere* (*Jena. Zeitschr. für Naturw.*, *Bd. IX.*). *Gastrulation der Säugethiere* (*Ebenda Bd. XI*, 1877).

Francis Balfour, 1880. *Handbuch der vergleichenden Embryologie Bd. II.*

Berthold Hatschek, 1881. *Studien über Entwickelung des Amphioxus.*

Johannes Rückert, 1885—1889. *Zur Keimblattbildung bei Selachiern.* (*Ferner im II. u. IV. Jahrg. des Anat Anz.*)

C. Kupffer, 1882—1887. *Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere, und die Bedeutung des Primitiv-Streifs* (*Archiv f. Anat. u. Physiol.*)

Alexander Goette, 1875—1890. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere.*

A. Rauber, 1875—1883. *Die erste Entwickelung des Kaninchens. Primitivrinne und Urmund. Ueber die Stellung des Hühnchens im Entwickelungsplan u. s. w.*

Eduard Van Beneden, 1880—1886. *Recherches sur l'embryologie des Mammifères etc.*

Emil Selenka, 1883—1887. *Studien über Entwickelungsgeschichte der Thiere.* (*Säugethiere.*)

Carl Rabl, 1889. *Theorie des Mesoderms.* (*Gastrulation der Vertebraten, S.* 155—175.) *Morpholog. Jahrbuch*, *Bd. XV.*

IX.

Meine Herren!

Die bedeutungsvollen Vorgänge der Gastrulation, der Eifurchung und Keimblätter-Bildung, zeigen in den verschiedenen Klassen des Wirbelthier-Stammes sehr auffallende Unterschiede. Nur allein das niederste Wirbelthier, der *Amphioxus*, besitzt noch heute die ursprüngliche reine Form jener Vorgänge, die palingenetische Gastrulation, die wir im vorhergehenden Vortrage betrachtet haben, und die zur Bildung der *Archigastrula* führt (Fig. 38, S. 167). Bei allen übrigen Vertebraten der Gegenwart sind jene grundlegenden Keimungs-Processe mehr oder minder abgeändert und durch Anpassung an die Bedingungen der Keimes-Entwickelung (vor allen durch Ausbildung und Umbildung des Nahrungsdotters) modificirt; sie zeigen verschiedene cenogenetische Formen der Keimblätterbildung und entwickeln sich daher durch eine *Metagastrula*. Unter sich aber verhalten sich die einzelnen Klassen wieder sehr verschieden. Um die Einheit der Erscheinungen trotz dieser mannichfachen Unterschiede zu erkennen und ihren historischen Zusammenhang zu begreifen, ist es durchaus nothwendig, die Einheit des Wirbelthier-Stammes beständig im Sinne zu behalten. Diese „phylogenetische Einheit", die ich zuerst 1866 in meiner „Generellen Morphologie" systematisch entwickelt habe (II, p. CXVI—CLX), ist jetzt allgemein angenommen. Alle urtheilsfähigen Zoologen sind jetzt übereinstimmend der Ansicht, dass alle Vertebraten, vom Amphioxus und den Fischen bis zum Affen und Menschen hinauf, ursprünglich von einer gemeinsamen Stammform, einem „Urwirbelthier" abstammen. Also müssen auch die ontogenetischen Processe, mittelst deren jedes einzelne Individuum der Wirbelthiere entsteht, ursprünglich aus einer gemeinsamen Urform der Keimung ableitbar sein, und diese Urform liegt unzweifelhaft noch heute in der Ontogenie des Amphioxus vor.

Unsere nächste Aufgabe wird demnach sein, die verschiedenen Gastrulations-Formen der Wirbelthiere kritisch zu vergleichen und phylogenetisch aus derjenigen des Lanzetthierchens abzuleiten. Aeusserlich betrachtet, zerfallen die ersteren zunächst in zwei Gruppen: die Cyclostomen, Ganoiden, Amphibien und Säugethiere besitzen holoblastische Eier mit totaler inäqualer Färbung; hingegen die meisten Fische, die Reptilien, Vögel und Monotremen haben meroblastische Eier mit partieller discoidaler Furchung. Eine genauere kritische Vergleichung derselben wird uns jedoch zeigen, dass jene beiden Gruppen keine natürlichen Einheiten darstellen, und dass sehr verwickelte historische Beziehungen zwischen ihren einzelnen Abtheilungen existiren. Am klarsten sind diese neuerdings von Carl Rabl in seiner gedankenreichen „Theorie des Mesoderms" (1889) beleuchtet worden; wir kommen später (im XII. Vortrage) darauf zurück. Um sie richtig zu verstehen, müssen wir zunächst die einzelnen Modificationen der Gastrulation in jenen Klassen näher betrachten. Wir beginnen mit derjenigen der Cyclostomen und Amphibien.

Das zugänglichste und passendste Untersuchungs-Object liefern uns hier die Eier der einheimischen Amphibien, der schwanzlosen Frösche und Kröten, sowie der geschwänzten Salamander. Ueberall sind sie im Frühjahr in unseren Teichen und Tümpeln leicht massenhaft zu haben, und eine sorgfältige Beobachtung der Eier mit der Lupe genügt, um wenigstens das Aeusserliche der Eifurchung klar zu erfassen. Um freilich den ganzen Vorgang in seinem inneren Wesen richtig zu verstehen und die Bildung der Keimblätter und der Gastrula zu erkennen, muss man die Frosch-Eier und die Salamander-Eier sorgfältig härten, durch die gehärteten Eier mit dem Rasirmesser oder Mikrotom möglichst dünne Schnitte legen und die gefärbten Schnitte unter einem starken Mikroskop auf das Genaueste vergleichend untersuchen[66].

Die Eier der Frösche und Kröten haben eine kugelige Gestalt, einen mittleren Durchmesser von ungefähr 2 Millimeter, und werden in grosser Anzahl in Gallertmassen abgelegt, welche bei den Fröschen dicke Klumpen, bei den Kröten lange Schnüre bilden. Betrachten wir die undurchsichtigen, grau, braun oder schwärzlich gefärbten Eier genauer, so finden wir, dass ihre obere Hälfte dunkler, die untere heller gefärbt ist. Die Mitte der ersteren ist bei manchen Arten von schwarzer, die entgegengesetzte Mitte der letzteren von weisser Farbe[67]. Dadurch ist eine bestimmte Axe des Eies mit zwei verschiedenen Polen bezeichnet. Um eine klare Vorstellung

von der Furchung dieser Eier zu geben, ist Nichts geeigneter, als der Vergleich mit einer Erdkugel, auf deren Oberfläche verschiedene Meridian-Kreise und Parallel-Kreise aufgezeichnet sind. Denn die oberflächlichen Grenzlinien zwischen den verschiedenen Zellen, welche durch die wiederholte Theilung der Eizelle entstehen, erscheinen auf der Oberfläche als tiefe Furchen, und daher hat dieser ganze Vorgang den Namen Furchung erhalten [59]). In der That ist

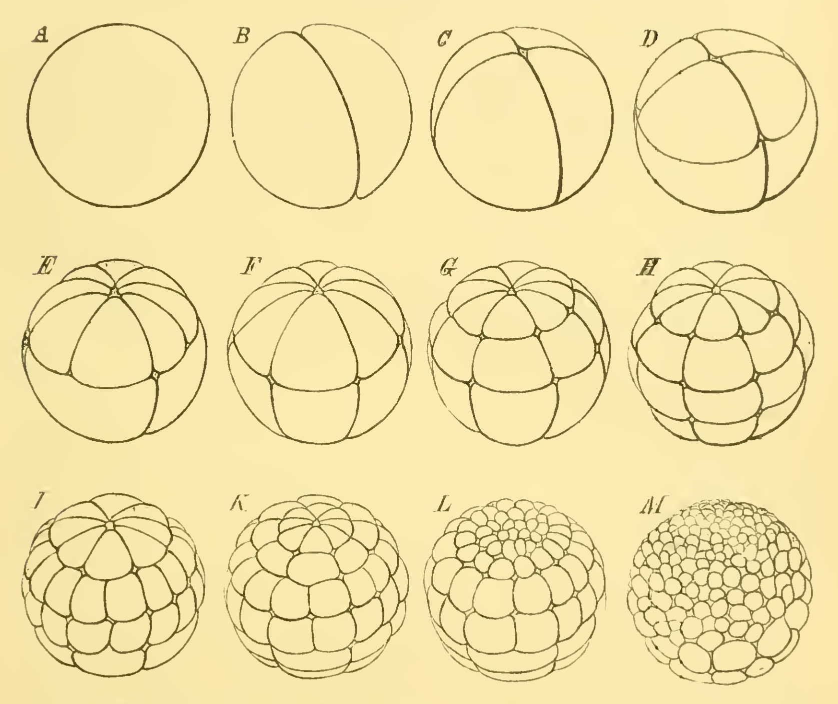


Fig. 40. **Die Furchung des Frosch-Eies** (zehnmal vergrössert) *A* Stammzelle. *B* Die beiden ersten Furchungszellen. *C* 4 Zellen. *D* 8 Zellen (4 animale und 4 vegetative). *E* 12 Zellen (8 animale und 4 vegetative). *F* 16 Zellen (8 animale und 8 vegetative). *G* 24 Zellen (16 animale und 8 vegetative). *H* 32 Zellen. *I* 48 Zellen. *K* 64 Zellen. *L* 96 Furchungszellen. *M* 160 Furchungszellen (128 animale und 32 vegetative).

aber diese sogenannte „Furchung", die man früher als einen höchst wunderbaren Vorgang anstaunte, weiter Nichts als eine gewöhnliche, oft wiederholte Zellentheilung. Daher sind auch die dadurch entstehenden „Furchungskugeln", die Segmentellen oder Blastomeren nichts Anderes als echte Zellen.

Die ungleichmässige Furchung, welche wir am Amphibien-Ei beobachten, ist nun vor Allem dadurch ausgezeichnet, dass sie am

oberen, dunkleren Pole (am Nordpole der Erdkugel bei unserem Vergleiche) beginnt und langsam nach dem unteren, helleren Pole (dem Südpole) hin fortschreitet. Auch bleibt während des ganzen Verlaufes der Eifurchung die obere, dunklere Halbkugel stets voraus, und ihre Zellen theilen sich viel lebhafter und rascher; daher erscheinen die Zellen der unteren Halbkugel stets grösser und weniger zahlreich [67]). Die Furchung der Stammzelle (Fig. 40 *A*) beginnt mit der Bildung einer vollständigen Meridianfurche, welche vom Nordpol ausgeht und im Südpol endet (*B*). Eine Stunde später entsteht auf dieselbe Weise eine zweite Meridian-Furche, welche die erste unter rechtem Winkel schneidet (Fig. 40 *C*). Dadurch ist das Ei in 4 gleiche Kugelsegmente zerfallen. Jede dieser 4 ersten „Furchungszellen" besteht aus einer oberen dunkleren und einer unteren helleren Hälfte. Einige Stunden später entsteht eine dritte Furche, senkrecht auf den beiden ersten (Fig. 40 *D*). Diese Ringfurche wird gewöhnlich, aber nicht mit Recht, als „Aequatorialfurche" bezeichnet; denn sie liegt nördlich vom Aequator und wäre also eher dem nördlichen Wendekreise zu vergleichen. Das kugelige Ei besteht jetzt aus 8 Zellen, 4 kleineren oberen (nördlichen) und 4 grösseren unteren (südlichen). Jetzt zerfällt jede der 4 ersteren durch eine vom Nordpol ausgehende Meridianfurche in zwei gleiche Hälften, so dass 8 obere auf 4 unteren Zellen liegen (Fig. 40 *E*). Erst nachträglich setzen sich die 4 neuen Meridianfurchen langsam auch auf die unteren Zellen fort, so dass die Zahl von 12 auf 16 steigt (*F*). Parallel der ersten horizontalen Ringfurche entsteht jetzt eine zweite, näher dem Nordpol, welche wir demnach dem „nördlichen Polarkreise" vergleichen können. Dadurch erhalten wir 24 Furchungszellen, 16 obere, kleinere und dunklere, 8 untere, grössere und hellere (*G*). Aber bald zerfallen auch die letzteren in 16, indem sich ein dritter Parallelkreis in der südlichen Hemisphäre bildet; wir haben also zusammen 32 Zellen (*H*). Jetzt entstehen am Nordpol 8 neue Meridianfurchen, welche zunächst die oberen dunklen Zellenkreise, dann aber auch die unteren südlichen Kreise schneiden und endlich den Südpol erreichen. Dadurch bekommen wir nach einander Stadien von 40, 48, 56 und endlich 64 Zellen (*I*, *K*). Die Ungleichheit zwischen den beiden Halbkugeln wird aber immer grösser. Während die träge südliche Hemisphäre lange Zeit bei 32 Zellen stehen bleibt, furcht sich die lebhafte nördliche Halbkugel rasch zweimal hinter einander und zerfällt so erst in 64, darauf in 128 Zellen (*L*, *M*). Wir finden also jetzt ein Stadium, in welchem wir an der Ober-

fläche der Eikugel in der oberen dunkleren Hälfte 128 kleine Zellen, in der unteren Hälfte nur 32 grosse Zellen wahrnehmen, zusammen 160 Furchungszellen. Die Ungleichheit der beiden Hemisphären prägt sich weiterhin immer stärker aus; und während die nördliche Hemisphäre in eine sehr grosse Anzahl von kleinen Zellen zerfällt, besteht die südliche Halbkugel aus einer viel geringeren Anzahl von grösseren Furchungszellen. Zuletzt umwachsen die oberen dunklen Zellen die Oberfläche des kugeligen Eies fast vollständig, und nur am Südpole, in der Mitte der unteren Halbkugel, bleibt eine kleine kreisrunde Stelle übrig, an welcher die inneren, grossen und hellen Zellen zu Tage treten. Dieses weisse Feld am Südpol entspricht, wie wir später sehen werden, dem Urmunde der Gastrula. Die ganze Masse der inneren grösseren und helleren Zellen (sammt diesem weissen Polfelde) gehört zum Entoderm oder Darmblatt. Die äussere Umhüllung von dunkleren kleineren Zellen bildet das Exoderm oder Hautblatt.

Die oft wiederholte Zellentheilung, welche so als „Furchung oder Segmentation" an der Oberfläche der Eikugel deutlich zu verfolgen ist, beschränkt sich aber nicht auf die letztere, sondern ergreift auch das ganze Innere der Kugel. Die Zellen theilen sich also auch in Flächen, welche concentrischen Kugelflächen annähernd entsprechen; rascher in der oberen, langsamer in der unteren Hälfte. Inzwischen hat sich im Inneren der Eikugel eine grosse, mit Flüssigkeit gefüllte Höhle gebildet: die Furchungshöhle oder Keimhöhle (*Blastocoel*, Fig. 41—44 *F*, ferner *s* auf den Durchschnittsbildern Taf. II, Fig. 8—11). Die erste Spur dieser Höhle tritt inmitten der oberen Halbkugel auf, da wo die drei ersten, auf einander senkrechten Furchungs-Ebenen sich schneiden (Taf. II, Fig. 8 *s*). Bei fortschreitender Furchung dehnt sie sich bedeutend aus und nimmt später eine fast halbkugelige Gestalt an (Fig. 41 *F*; Taf. II, Fig. 9 *s*, 10 *s*). Die gewölbte Decke dieser halbkugeligen Furchungshöhle wird von den kleineren und schwärzlich gefärbten Zellen des Hautblattes oder Exoderms gebildet (Fig. 41 *D*); hingegen der ebene Boden derselben von den grösseren und weisslich gefärbten Zellen des Darmblattes oder Entoderms (Fig. 41 *Z*). Der kugelige Frosch-Keim stellt jetzt eine modificirte Keimblase oder *Blastula* dar, mit hohler Animal-Hälfte und solider Vegetal-Hälfte.

Jetzt entsteht durch Einstülpung vom unteren Pole her und durch Auseinanderweichen der weissen Entodermzellen neben der Furchungshöhle eine zweite, engere, aber längere Höhle (Fig. 41—44 *N*). Das ist die Urdarmhöhle oder die Magen-

höhle der Gastrula, *Progaster* oder *Archenteron.* Im Amphibien-Ei wurde sie zuerst von Rusconi beobachtet und demnach die „Rusconische Nahrungshöhle" genannt. Im Meridianschnitt (Fig. 42) erscheint sie sichelförmig gekrümmt und reicht vom Südpol fast

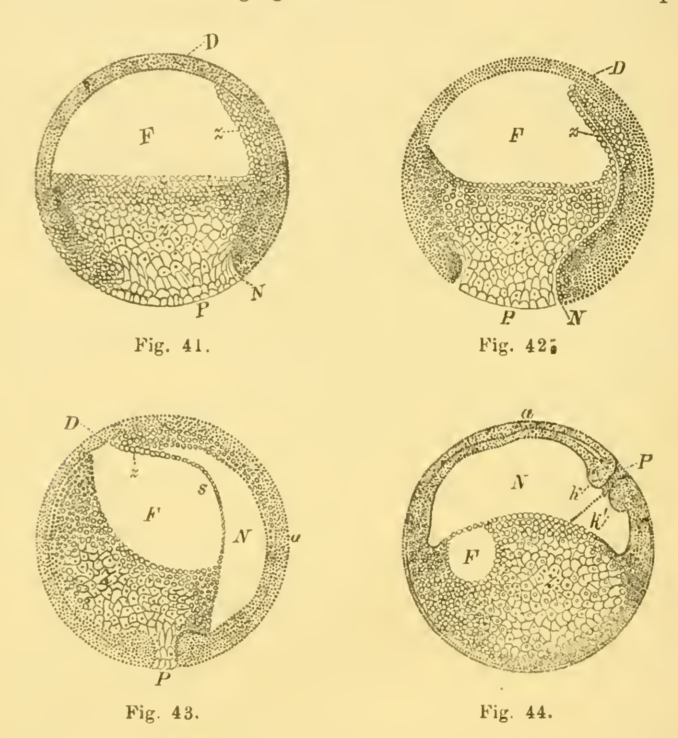


Fig. 41. Fig. 42. Fig. 43. Fig. 44.

Fig. 41—44. **Vier Medianschnitte durch das gefurchte Ei der Kröte,** in vier auf einander folgenden Entwickelungsstufen. Die Buchstaben bedeuten überall dasselbe: *F* Furchungshöhle. *D* Decke derselben. *R* Rückenhälfte des Keimes. *B* Bauchhälfte desselben. *P* Dotterpfropf (weisses kreisrundes Feld am unteren Pole). *Z* Dotterzellen des Entoderms („Drüsenkeim" von Remak). *N* Urdarmhöhle (Progaster, oder Rusconische Nahrungshöhle). Der Urmund (Prostoma) ist durch den Dotterpfropf, *P*, verstopft. *s* Grenze zwischen Urdarmhöhle (*N*) und Furchungshöhle (*F*). *k k'* Durchschnitt durch den wulstigen kreisförmigen Lippenrand des Urmundes (oder des sogenannten „Rusconischen Afters"). Die punktirte Linie zwischen *k* und *k'* deutet die frühere Verbindung des Dotterpfropfes (*P*) mit der centralen Dotterzellenmasse (*Z*) an. In Fig. 44 hat sich das Ei um 90° gedreht, so dass der Rücken des Keimes (*R*) nach oben sieht; die Bauchseite (*B*) ist jetzt nach unten gewendet. Nach Stricker.

bis zum Nordpol hin, indem sie einen Theil der inneren Darmzellenmasse nach oben hin (zwischen Furchungshöhle *F* und Rückenhaut *D*) einstülpt. Dass die Urdarmhöhle hier anfangs so eng ist, liegt daran, dass sie grösstentheils von Dotterzellen des Entoderms ausgefüllt ist. Diese verstopfen auch die ganze weite Oeffnung des

Urmundes und bilden hier den sogenannten „Dotterpfropf", der an dem weissen kreisrunden Flecke des Südpols frei zu Tage tritt (*P*). In der Umgebung desselben verdickt sich das Hautblatt wulstig und bildet hier den „Urmundrand" (das *Properistoma*), die wichtigste Keimgegend (Fig. 44, *k*, *k'*). Bald dehnt sich die Urdarmhöhle (*N*) immer weiter aus auf Kosten der Furchungshöhle (*F*) und endlich verschwindet letztere ganz. Nur eine dünne Scheidewand (Fig. 43 *s*) trennt beide Höhlen. Der Theil des Keimes, unter welchem sich die Urdarmhöhle entwickelt, ist die spätere Rückenfläche (*D*). Die Furchungshöhle liegt im vorderen, der Dotterpfropf am hinteren Körpertheile [68]); die dicke, halbkugelige Masse der Dotterzellen bildet die Bauchwand des Urdarms.

Mit der Ausbildung des Urdarms hat unser Frosch-Keim die Stufe der Gastrula erreicht (Taf. II, Fig. 11). Aber wie Sie sehen ist diese cenogenetische Amphibien-Gastrula sehr verschieden von der früher betrachteten, echten, palingenetischen Gastrula (Fig. 30—36). Bei der letzteren, der Glocken-Gastrula (*Archigastrula*) ist der Körper einaxig. Die Urdarmhöhle ist leer, ihr Urmund weit geöffnet. Sowohl das Hautblatt als das Darmblatt besteht bloss aus einer einzigen Zellenschichte. Beide liegen dicht an einander, indem die Furchungshöhle durch den Einstülpungs-Process völlig verschwunden ist. Ganz anders bei der Hauben-Gastrula (*Amphigastrula*) unserer Amphibien (Fig. 41—44; Taf. II, Fig. 11). Hier bleibt die Furchungshöhle (*F*) noch lange Zeit neben der Urdarmhöhle (*N*) bestehen. Die letztere ist grösstentheils mit Dotterzellen angefüllt und der Urmund dadurch fast ganz verstopft (Dotterpfropf, *P*). Sowohl das Darmblatt (*z*) als das Hautblatt (*a*) besteht aus mehreren Zellenschichten. Endlich ist auch die Grundform der ganzen Gastrula nicht mehr einaxig, sondern dreiaxig; denn durch die excentrische Entwickelung der Urdarmhöhle werden die drei Richtaxen bestimmt, welche den zweiseitigen (oder bilateralen) Körper der höheren Thiere charakterisiren.

Bei der Entstehung dieser Hauben-Gastrula können wir nicht scharf die verschiedenen Abschnitte unterscheiden, die wir bei der Glocken-Gastrula als Maulbeerkeim und Blasenkeim auf einander folgen sahen. Das Stadium der Morula (Taf. II, Fig. 9) ist ebenso wenig scharf von dem der Blastula (Fig. 10) geschieden, als dieses von dem der Gastrula (Fig. 11). Aber trotzdem wird es uns nicht schwer fallen, den ganzen cenogenetischen oder gestörten Entwickelungsgang dieser Amphigastrula der Amphibien zurückzuführen auf die echte palingenetische Entstehung der Archigastrula des Amphioxus.

Diese Zurückführung wird uns erleichtert, wenn wir im Anschlusse an die Gastrulation der schwanzlosen Amphibien (Frösche und Kröten) noch einen Blick auf diejenige der geschwänzten Amphibien, der Salamander, werfen. Denn bei einem Theile dieser letzteren, die man erst neuerdings genauer untersucht hat, und die phylogenetisch älter sind, verlaufen die Vorgänge einfacher und klarer, als es bei den ersteren, schon länger bekannten der Fall ist. Insbesondere sind unsere gewöhnlichen Wasser-Salamander (*Triton taeniatus*) ein vorzügliches Beobachtungs-Object; ihr Nahrungsdotter ist viel kleiner und ihr Bildungsdotter weniger durch schwarze Pigment-Zellen getrübt, als bei den Fröschen; auch hat ihre Gastrulation mehr den ursprünglichen, palingenetischen Charakter beibehalten. Nachdem dieselbe zuerst (1879) durch Scott und Osborne beschrieben war, hat namentlich Oscar Hertwig (1881) sie sehr genau untersucht und mit Recht auf ihre grosse Bedeutung für das Verständniss der Wirbelthier-Entwickelung hingewiesen [1]).

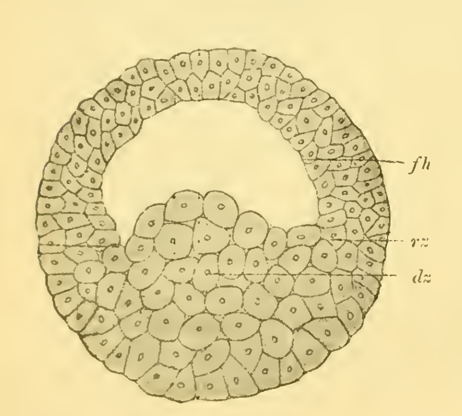


Fig. 45. Keimblase des Wasser-Salamanders (*Triton*). *fh* Furchungshöhle, *dz* Dotterzellen, *rz* Randzone. Nach Hertwig.

Die kugelige Keimblase von *Triton* (Fig. 45) besteht in der unteren, vegetalen Hälfte aus locker zusammengehäuften, dotterreichen Entoderm-Zellen oder „Dotterzellen“ (*dz*); die obere animale Hälfte hingegen umschliesst die halbkugelige Furchungshöhle (*fh*), deren gewölbte Decke von 2—3 Lagen kleiner Exoderm-Zellen gebildet wird. Da wo die letzteren in die ersteren übergehen (im Aequator der kugeligen Blase), liegt die „Randzone“ (*rz*). An einer Stelle dieser Randzone erfolgt die Einstülpung, welche zur Bildung der Gastrula führt. Diese Invaginations-Oeffnung, der Urmund (Fig. 46 *u*) ist ein horizontaler Querspalt mit dorsaler Oberlippe und ventraler Unterlippe. Während der Urdarm (Fig. 47 *ud*) eingestülpt wird, bleibt anfangs noch ein Theil der Furchungshöhle (*fh*) bestehen. Bald aber wird sie kleiner (Fig. 47) und verschwindet zuletzt ganz. Bei der fertigen Gastrula (Fig. 48) besteht das äussere Keimblatt (*ak*) aus einer einzigen einfachen Schicht

von hohen Cylinder-Zellen. Das innere Keimblatt (*ik*) ist in der oberen, dorsalen Hälfte gleichfalls nur aus einer einzigen Zellenschicht zusammengesetzt; diese bildet die Decke der Urdarmhöhle. Der Boden der letzteren dagegen, oder die untere, ventrale Hälfte besteht aus vielen Lagen von grossen Dotterzellen (*dz*). Dieser Theil des Entoderms, der auch als „Dotterkeim" (*Lecithoblastus*) unterschieden wird, ist beim Wasser-Salamander viel kleiner

Fig. 46. **Keimblase von Triton** (*Blastula*), von aussen betrachtet, mit dem Querspalt des Urmundes (*u*). Nach Hertwig.

Fig. 47. **Sagittal-Schnitt durch einen Haubenkeim** (*Depula*) **von Triton** (Blasenkeim im Beginne der Gastrulation). *ak* äusseres Keimblatt. *ik* inneres Keimblatt; *fh* Furchungshöhle; *ud* Urdarm; *u* Urmund; *dl* und *vl* dorsale und ventrale Lippe des Urmunds; *dz* Dotterzellen. Nach Hertwig.

Fig. 48. **Sagittal-Schnitt durch die Gastrula des Wasser-Salamanders** (*Triton*). Nach Hertwig. Buchstaben wie in Fig. 47, ausserdem: *p* Dotterpfropf. *mk* Anlage des mittleren Keimblattes.

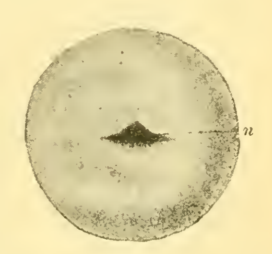


Fig. 46.

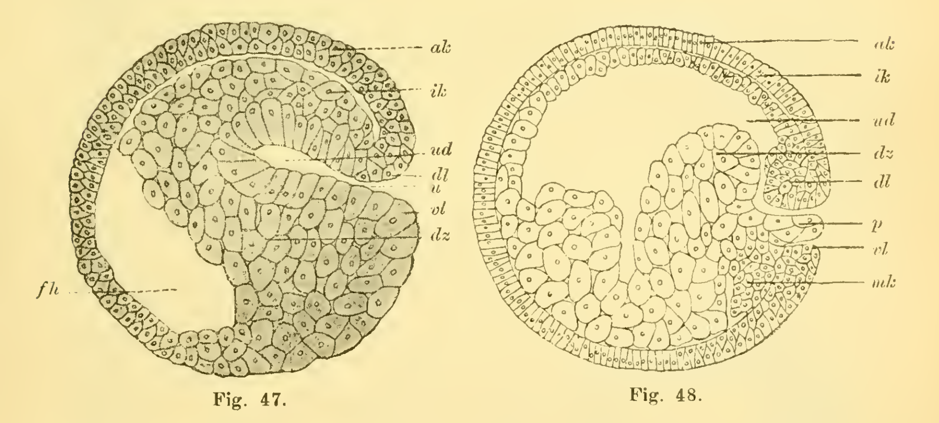


Fig. 47. Fig. 48.

als beim Frosche. Aber auch hier ragt ein Fortsatz desselben als „Dotterpfropf" (Fig. 48 *d*) in den Urmund hinein. An den verdickten Rändern des letzteren beginnt die Bildung des mittleren Keimblattes (*mk*).

Obgleich demnach die ungleichmässige Eifurchung und Gastrulabildung der Amphibien mancherlei Eigenthümlichkeiten darbietet, so ist sie doch immer noch verhältnissmässig leicht auf die ursprüngliche Eifurchung und Gastrulation des niedersten Wirbelthieres, des Amphioxus, zurückzuführen; und diese entfernt sich, wie wir

gesehen haben, nur wenig von der einfachsten Archigastrula der *Sagitta* und *Monoxenia* (vergl. oben p. 158, Fig. 29—36). Alle diese und viele andere Thierklassen stimmen darin überein, dass bei ihrer Eifurchung das ganze Ei durch wiederholte Theilung in eine grosse Anzahl von Zellen zerfällt. Alle diese Thier-Eier hatten wir nach Remak als Ganzfurchende (*Holoblasta*) bezeichnet, weil ihr Zerfall in Zellen ein vollständiger oder totaler ist (Taf. II). Bei einer grossen Anzahl von anderen Thierklassen ist das aber nicht der Fall, so namentlich im Stamme der Wirbelthiere bei den Vögeln, Reptilien und den meisten Fischen; im Stamme der Gliederthiere bei den Insecten, den meisten Spinnen und Krebsen; im Stamme der Weichthiere bei den Cephalopoden oder Dintenfischen. Bei allen diesen Thieren besteht schon die reife Eizelle, und ebenso die durch Befruchtung daraus entstehende Stammzelle aus jenen zwei verschiedenen und getrennten Bestandtheilen, die wir als Bildungsdotter oder Nahrungsdotter unterschieden hatten (S. 171). Der Bildungsdotter allein (*Vitellus formativus* oder *Morpholecithus*) besteht aus lebendigem Protoplasma und ist der active, entwickelungsfähige und kernhaltige Theil der Eizelle; er allein ist es, welcher sich bei der Eifurchung theilt und die zahlreichen Zellen erzeugt, aus denen sich der Embryo aufbaut. Der Nahrungsdotter hingegen (*Vitellus nutritivus* oder *Tropholecithus*) ist bloss ein passiver Theil des Inhalts der Eizelle, ein untergeordneter Einschluss, welcher Nahrungsmaterial oder Deutoplasma (Eiweiss, Fett u. s. w.) aufgespeichert enthält, und so gewissermaassen eine Vorrathskammer für den sich entwickelnden Embryo bildet. Der letztere entnimmt aus diesem Proviant-Magazin eine Masse von Nahrungsstoff und zehrt es endlich vollständig auf. Indirect ist so der Nahrungsdotter für die Keimung sehr wichtig. Direct ist er aber gar nicht dabei betheiligt. Denn er unterliegt gar nicht oder erst später der Furchung und besteht überhaupt nicht aus Zellen. Bald ist der Nahrungsdotter kleiner, bald grösser, meistens vielmals grösser als der Bildungsdotter; und daher hielt man früher den ersteren für wichtiger als den letzteren. Da die Bedeutung dieser beiden Eibestandtheile vielfach irrthümlich gedeutet wurde, muss man stets im Sinne behalten, dass der Nahrungsdotter erst secundär in der primären Eizelle abgelagert ist; ein innerer Einschluss, aber kein äusserer Anhang derselben. Alle Eier, die einen solchen selbstständigen Nahrungsdotter besitzen, nannten wir nach Remak Theilfurchende (*Meroblasta*); ihre Furchung ist eine unvollständige oder partielle (Taf. III).

Das Verständniss der partiellen Eifurchung und der eigenthümlichen, daraus entstehenden Gastrula-Form bietet grosse Schwierigkeiten dar; und erst in neuerer Zeit ist es uns durch vergleichende Untersuchung gelungen, dieselben zu beseitigen und auch diese cenogenetische Form der Gastrulation auf die ursprüngliche, palingenetische Form zurückzuführen. Verhältnissmässig leicht ist dies noch bei kleinen meroblastischen Eiern, welche sehr wenig Nahrungsdotter enthalten, so z. B. bei den pelagischen Eiern eines Knochenfisches, deren Entwickelung ich 1875 in Ajaccio auf Corsica beobachtete (Taf. III, Fig. 18—24). Ich fand dieselben in Gallertklumpen vereinigt, schwimmend an der Oberfläche des Meeres; und da die kleinen Eierchen vollkommen durchsichtig waren, konnte ich sehr bequem und Schritt für Schritt die Entwickelung des Keimes verfolgen [70]. Diese Eier sind glashelle und farblose Kügelchen von wenig mehr als einem halben Millimeter Durchmesser (0,64—0,66 mm). Innerhalb einer structurlosen, dünnen, aber festen Eihülle (*Ovolemma*, Fig. 49 *c*) liegt eine grosse, vollkommen klare und wasserhelle Eiweisskugel (*n*). An beiden Polen ihrer Axe hat diese Kugel eine grubenförmige Vertiefung. In der Grube am oberen animalen Pole (der am schwimmenden Ei nach unten gekehrt ist) liegt eine biconvexe, aus Protoplasma gebildete Linse (*p*), welche den Stammkern (*k*) einschliesst; das ist der Bildungsdotter der Stammzelle. Vom Umfang dieses linsenförmigen Bildungsdotters geht ringsum eine sehr dünne Protoplasma-Haut aus, welche den Nahrungsdotter einhüllt. Am entgegengesetzten vegetalen Pole des Eies, in der unteren Grube, liegt eine klare, einfache Fettkugel (*f*). Die kleine Fettkugel und die grosse Eiweisskugel zusammen bilden den Nahrungsdotter. Der Bildungsdotter allein unterliegt dem Furchungs-Process, der den Nahrungsdotter zunächst gar nicht berührt [70].

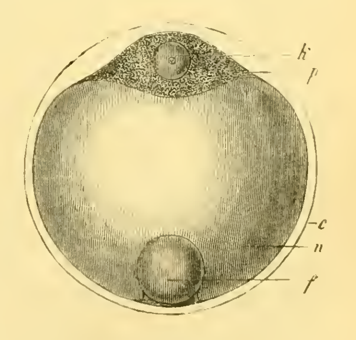


Fig. 49. **Eizelle eines pelagischen Knochenfisches.** *p* Protoplasma der Stammzelle. *k* Kern derselben. *n* Klare Eiweisskugel des Nahrungsdotters. *f* Fettkugel desselben. *c* Aeussere Eihülle oder Ovolemma.

Die Furchung des linsenförmigen Bildungsdotters (*p*) verläuft ganz unabhängig vom Nahrungsdotter und in ganz regelmässiger geometrischer Progression (vergl. Taf. III, Fig. 18—24); nur der

Bildungsdotter mit dem angrenzenden Theile des Nahrungsdotters (*n*) ist hier im senkrechten Durchschnitt [durch eine Meridian-Ebene] dargestellt, hingegen der grössere Theil des letzteren und die Eihülle weggelassen). Die Stammzelle (Fig. 18) zerfällt zunächst wiederum in zwei gleiche Furchungszellen (Fig. 19). Aus diesen werden durch wiederholte Theilung erst 4, dann 8, darauf 16 Zellen (Fig. 20). Aus diesen entstehen durch fortgesetzte gleichzeitige Theilung 32, dann 64 Zellen u. s. w. Alle diese Furchungszellen sind von gleicher Grösse und Beschaffenheit. Sie bilden schliesslich, dicht aneinander gelagert, eine linsenförmige Masse (Taf. III, Fig. 21); vergleichbar dem kugeligen Maulbeerkeim der primordialen Furchung (*Morula*, Taf. II, Fig. 3). Aus diesem linsenförmigen Maulbeerkeim entsteht nun ein Blasenkeim (*Blastula*), indem die Zellen des ersteren sich eigenthümlich in centrifugaler Richtung verschieben (Taf. III, Fig. 22). Aus der regelmässigen biconvexen Linse wird eine uhrglasförmige Scheibe mit verdickten Rändern. Wie das Uhrglas auf der Uhr, so liegt diese convexe Zellenscheibe auf der oberen, schwächer gewölbten Polfläche des Nahrungsdotters auf. Indem sich zwischen beiden Flüssigkeit angesammelt hat, ist eine kreisrunde, niedrige Höhle entstanden (Fig. 22*s*). Diese ist die Furchungshöhle und entspricht der centralen Furchungshöhle der palingenetischen Blastula (Taf. II, Fig. 4). Der schwach gewölbte Boden der niedrigen Furchungshöhle wird vom Nahrungsdotter (*n*), die stark gewölbte Decke derselben von den Blastulazellen gebildet. In der That ist unser Fischkeim jetzt eine Blase mit excentrischer Höhle, ebenso wie die Blastula des Frosches (Taf. II, Fig. 10) und des Salamanders (Fig. 45). Während aber bei diesen Amphibien die grössere vegetale Hälfte der Keimblase von den grossen Dotterzellen gebildet ist, wird sie bei unserem Knochenfisch von dem structurlosen, ungefurchten Nahrungsdotter eingenommen.

Nunmehr folgt der wichtige Vorgang der Einstülpung, welcher zur Gastrulabildung führt. In Folge einer weiteren Vermehrung und Verschiebung oder Wanderung der Blastulazellen wachsen nämlich die verdickten Ränder der Zellenscheibe, welche auf dem Nahrungsdotter aufliegen, centripetal nach innen gegen die Mitte der Furchungshöhle (Fig. 23) und kommen hier schliesslich zur Vereinigung. Dieses innere, eingestülpte Blatt, aus einer einfachen Zellenschicht bestehend, ist das Entoderm; es legt sich von unten unmittelbar an den oberen, mehrschichtigen Theil der Keimhaut, an das Exoderm an. Dadurch verschwindet die Furchungs-

höhle. Hingegen entsteht eine zweite Höhle unterhalb des Entoderms, die Urdarmhöhle (Fig. 50 *d*). Die untere Hälfte derselben wird von dem abnehmenden Nahrungsdotter (*n*) ausgefüllt. Damit ist die Gastrulabildung unseres Fisches vollendet.

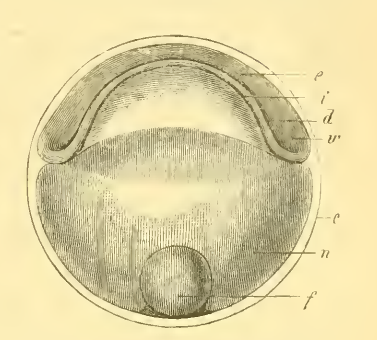


Fig. 50. **Scheiben-Gastrula** (*Discogastrula*) **eines Knochenfisches.** *e* Exoderm. *i* Entoderm. *w* Randwulst oder Urmundrand. *n* Eiweisskugel des Nahrungsdotters. *f* Fettkugel desselben. *c* Aeussere Eihülle (Ovolemma). *d* Grenze zwischen Entoderm und Exoderm (früher Furchungshöhle).

Zum Unterschiede von den beiden früher betrachteten Hauptformen der Gastrula nennen wir diese dritte Hauptform die Scheiben-Gastrula (*Discogastrula*, Fig. 50). In der That bildet die Zellenmasse, welche dieselbe zusammensetzt, eine kreisrunde, concav-convexe dünne Scheibe. Diese Scheibe ist mit ihrer inneren ausgehöhlten Fläche der gewölbten Oberfläche des Nahrungsdotters (*n*) zugewendet. Dagegen ist ihre äussere Oberfläche convex vorgewölbt, wie bei einem Schilde. Legen wir durch die Mitte der Gastrula (in einer Meridian-Ebene des kugeligen Eies) einen senkrechten Durchschnitt, so finden wir, dass dieselbe aus mehreren Zellenschichten (und zwar in diesem Falle vier) zusammengesetzt ist (Taf. III, Fig. 24). Unmittelbar über dem Nahrungsdotter liegt eine einzige Schicht von grösseren Zellen (Fig. 24 *i*), welche sich durch ein weicheres, trüberes, grobkörniges Protoplasma auszeichnen und mit Carmin dunkelroth färben. Diese bilden das Darmblatt oder Entoderm, entstanden durch Hereinwachsen der Scheibenränder (eingestülpte Keimschicht). Die drei äusseren, darüber liegenden Schichten hingegen bilden das Hautblatt oder Exoderm (Fig. 24 *e*). Sie bestehen aus kleineren Zellen, welche sich in Carmin nur schwach färben; ihr Protoplasma ist fester, klarer, feinkörniger. An dem verdickten Rande der Gastrula, dem Urmundrande (Randwulste oder Properistoma), gehen Entoderm und Exoderm ohne scharfe Gränze in einander über (Fig. 50 *w*). Neuerdings ist diese discoidale Gastrulation der Knochenfische sehr genau von Kupffer, Van Bambeke, Whitman und Agassiz u. A. beschrieben worden.

Offenbar sind die wichtigsten Eigenthümlichkeiten, welche diese Scheibengastrula vor den früher betrachteten beiden Hauptformen

der Gastrula auszeichnen, durch den grossen Nahrungsdotter bedingt. Dieser nimmt an der Furchung gar keinen Antheil und füllt die Urdarmhöhle der Gastrula vollständig aus, indem er zugleich aus deren Mundöffnung weit hervorragt. Stellen wir uns vor, die ursprüngliche Glocken-Gastrula (Fig. 30—36) wolle einen kugeligen Nahrungsballen verschlucken, der viel grösser ist, als sie selbst, so wird sie sich beim Versuche dazu in derselben Weise scheibenförmig auf letzterem ausbreiten, wie es hier der Fall ist (Fig. 50). Wir können also die Scheibengastrula, durch die Zwischenstufe der Hauben-Gastrula hindurch, von der ursprünglichen Glocken-Gastrula ableiten. Sie ist phylogenetisch dadurch entstanden, dass sich am vegetalen Pole des Eies ein Vorrath von Nahrungsmaterial ansammelte und so ein „Nahrungsdotter“ im Gegensatze zum „Bildungsdotter“ ausbildete. Trotzdem entsteht aber auch hier, wie in den früheren Fällen, die Gastrula durch Einstülpung oder Invagination der Blastula. Wir können demnach auch diese cenogenetische Form der scheibenförmigen Eifurchung (*Gastrulatio discoidalis*) wiederum auf die palingenetische Form der ursprünglichen Furchung zurückführen.

Während diese Zurückführung bei dem kleinen Ei unseres pelagischen Knochenfisches noch ziemlich leicht und sicher ist, so erscheint sie dagegen sehr schwierig und unsicher bei den grossen Eiern, welche wir bei der Mehrzahl der übrigen Fische, sowie bei sämmtlichen Reptilien und Vögeln finden. Hier ist nämlich der Nahrungsdotter erstens unverhältnissmässig gross, ja sogar colossal, so dass dagegen der Bildungsdotter fast verschwindet; und zweitens enthält der Nahrungsdotter eine Masse von verschiedenen geformten Bestandtheilen, welche als „Dotterkörner, Dotterkugeln, Dotterplättchen, Dotterschollen, Dotterblasen“ u. s. w. bekannt sind. Oft hat man diese geformten Dotter-Elemente sogar geradezu für echte Zellen erklärt und ganz irrthümlich behauptet, dass aus diesen Zellen ein Theil des Embryo-Körpers aufgebaut werde[71]. Das ist aber durchaus nicht der Fall. Vielmehr bleibt der Nahrungsdotter in allen Fällen, auch wenn er noch so gross wird, ein todter Vorrath von Nahrungsmaterial, der während der Keimung in den entstehenden Darm aufgenommen und von dem Embryo verzehrt wird. Der letztere entwickelt sich bloss aus dem lebendigen Bildungsdotter der Stammzelle. Das gilt ganz ebenso von unseren kleinen Knochenfisch-Eiern, wie von den colossalen Eiern der Urfische, Reptilien und Vögel.

Die Gastrulation der Urfische oder Selachier (Haifische und Rochen), in neuerer Zeit namentlich von Rückert und Rabl sehr genau untersucht, ist insofern von besonderer Bedeutung, als diese Gruppe unter den heute noch lebenden Fischen die älteste darstellt und als ihre Gastrulation unmittelbar aus derjenigen der Cyclostomen durch Anhäufung einer grösseren Menge von Nahrungsdotter abgeleitet werden kann. Während das kleine Ei der Cyclostomen, gleich dem der Amphibien, bei der Furchung vollständig in Zellen zerfällt, ist das bei dem grossen Ei der Selachier (oder Elasmobranchier) nicht mehr der Fall. Die Contractilität des activen Protoplasma reicht hier nicht mehr aus, die gewaltig angewachsene

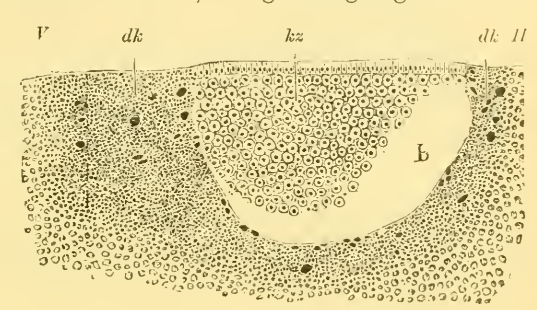


Fig. 51. **Median-Schnitt durch die Keimblase eines Haifisches** (*Pristiurus*), nach Rückert (von der linken Seite gesehen; rechts ist das hintere Ende, *H*; links das vordere Ende, *V*). *B* Furchungshöhle, *kz* Keimhaut-Zellen, *dk* Dotterkerne.

Masse des passiven Deutoplasma vollständig in Zellen zu zerlegen; nur in dem oberen oder Dorsal-Theil ist das noch möglich, nicht aber in dem unteren oder Ventral-Theil. Daher finden wir bei den Urfischen eine Keimblase mit einer kleinen excentrischen Furchungshöhle (Fig. 51 *B*), deren Wand sehr abweichende Zusammensetzung zeigt. Nur die Decke (oder Oberwand) derselben besteht aus wirklichen Blastoderm-Zellen und bildet die sogenannte „Keimscheibe“ (*kz*), der Boden oder die Unterwand hingegen wird durch die ungetheilte Dottermasse gebildet, in welcher nur zerstreute Dotterkerne (*dk*) die Anwesenheit der „Elementar-Organismen“ anzeigen, die auch hier die Entwickelung bedingen. Der kreisrunde Rand der Keimscheibe oder die dünne „Uebergangszone“, welche Decke und Boden der Furchungshöhle verbindet, entspricht der „Randzone“ im Aequator des Amphibien-Eies. In der Mitte des Hinterrandes derselben beginnt die Einstülpung des Urdarms (Fig. 52 *ud*); sie schreitet von dieser Stelle (die dem Rusconischen After der Amphibien entspricht) allmählich nach vorne ringsherum fort, so dass der Urmund zuerst halbmondförmig, später kreisrund wird und mit weiter Oeffnung die Kugel des grossen Nahrungsdotters umfasst (*Discogastrula eurystoma*). An der Einstülpung betheiligen

sich nicht nur die deutlich gesonderten Cylinder-Zellen der Decke (die Blastocyten), sondern auch die angrenzenden Theile des Dotters, welche die Dotterkerne (*dk*) oder die Kerne der noch nicht gesonderten Merocyten enthalten. Indem diese sich allmählich sondern und zu selbstständigen runden Entoderm-Zellen werden, bilden sie die Ventral-Wand des Urdarms; die Dorsal-Wand desselben wird durch die cylindrischen Zellen gebildet, welche sich als zusammenhängende einfache Zellenschicht während der nach vorn fortschreiten-

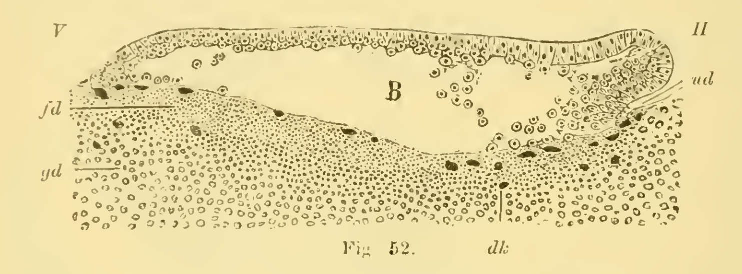


Fig. 52. **Median-Schnitt durch die Keimblase eines Haifisches** (*Pristiurus*) im Beginne der Gastrulation; nach RÜCKERT (von der linken Seite gesehen). *V* Vorderende, *H* Hinterende, *B* Furchungshöhle oder Blastocoel, *ud* erste Anlage des Urdarms; *dk* Dotterkerne, *fd* feinkörniger Dotter, *gk* grobkörniger Dotter.

den Einstülpung an die Innenseite der Decke der Furchungshöhle anlegen. So wird auch hier diese letztere allmählich verdrängt und durch die Höhle des Urdarms (*ud*) ersetzt. Aber noch längere Zeit besteht nur die Rückenwand dieser weitmündigen Discogastrula aus zwei deutlichen Zellschichten (den primären Keimblättern), während ihre Bauchwand durch die Dottermasse gebildet wird. Je mehr die letztere allmählich aufgezehrt wird, desto kleiner wird der weite Urmund. Die ventrale Lippe des Urmundes liegt bei dieser Scheiben-Gastrula vorn, die dorsale hinten.

Wesentlich verschieden von dieser weitmündigen Discogastrula der Selachier ist die Epigastrula (von RABL), die engmündige Scheiben-Gastrula der Amnioten, der Reptilien, Vögel und Monotremen; denn zwischen dieser und jener liegt — als phylogenetische Zwischenstufe! — die holoblastische Amphigastrula der Amphibien. Diese letztere ist durch Rückbildung des Nahrungsdotters aus der Scheiben-Gastrula der Selachier entstanden, während die scheibenförmige Amnioten-Gastrula wiederum durch secundäre Zunahme des Nahrungsdotters aus der Amphibien-Gastrula hervorgegangen, mithin „secundär-meroblastisch" ist (vergl. den X. Vortrag). Nur durch diese, besonders klar von CARL RABL be-

gründete, historische Auffassung und kritische Vergleichung wird die schwierige und so verschieden gedeutete Gastrulation der Amnioten verständlich.

Das Vogel-Ei ist für uns von ganz besonderer Bedeutung, weil die meisten und wichtigsten Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbelthiere sich auf Beobachtungen am bebrüteten Hühner-Ei gründen. Das Ei der Säugethiere ist viel schwieriger zu erlangen und zu untersuchen, und aus diesen praktischen, nebensächlichen Gründen viel seltener genau verfolgt. Hingegen können wir das Hühner-Ei jederzeit in beliebiger Menge erhalten und durch künstliche Bebrütung desselben Schritt für Schritt jedes Stadium der Veränderungen verfolgen, welche der daraus hervorgehende Embryo im Laufe seiner Entwickelung erleidet. Das Vogel-Ei unterscheidet sich von dem kleinen Säugethier-Ei wesentlich durch seine sehr bedeutende Grösse, indem sich innerhalb des ursprünglichen Dotters oder des Protoplasma der Eizelle eine sehr bedeutende Masse von fettreichem Nahrungsdotter ansammelt. Das ist die gelbe Kugel, welche wir täglich als „Eidotter“ verzehren. Um zu einem richtigen Verständniss des Vogel-Eies zu gelangen, welches vielfach ganz falsch gedeutet worden ist, müssen wir dasselbe in seinen allerjüngsten Zuständen aufsuchen und von Anfang seiner Entwickelung an im Eierstock des Vogels verfolgen. Da sehen wir denn, dass das ursprüngliche Vogel-Ei eine ganz kleine und nackte, einfache Zelle mit Kern ist, weder in der Grösse noch in der Form von der ursprünglichen Eizelle der Säugethiere und anderer Thiere verschieden (vergl. Fig. 12 *E*, S. 116). Wie bei allen Schädelthieren wird die ursprüngliche Eizelle oder das Ur-Ei (*Protovum*) von einer zusammenhängenden Schicht kleinerer Zellen ringsum bedeckt, wie von einem Epithel. Diese Epithel-Hülle ist der Ei-Follikel, aus welchem die Eizelle später austritt. Unmittelbar darunter wird vom Eidotter die structurlose Dotterhaut ausgeschieden.

Sehr frühzeitig nun beginnt das kleine Ur-Ei des Vogels eine Masse von Nahrungsstoff durch die Dotterhaut hindurch in sich aufzunehmen und zu dem sogenannten „gelben Dotter“ (dem Eigelb oder Dottergelb) zu verarbeiten. Dadurch verwandelt sich das Ur-Ei in das Nach-Ei (*Metovum*), welches vielmals grösser ist, als das Ur-Ei, aber dennoch nur eine einzige, colossal vergrösserte Zelle darstellt[72]. Durch die Ansammlung der mächtigen gelben Dottermasse im Inneren der Protoplasma-Kugel wird der darin enthaltene Kern (das „Keimbläschen“) ganz an die Oberfläche der Dotterkugel gedrängt. Hier ist derselbe von einer geringen Menge Protoplasma

umgeben und bildet mit diesem zusammen den linsenförmigen „Bildungsdotter“ (Fig. 53 *b*). Dieser erscheint aussen auf der gelben Dotterkugel, an einer Stelle der Oberfläche, als ein kleines kreisrundes weisses Fleckchen, der sogenannte „Hahnentritt oder die Einarbe“ (*Cicatricula*). Von dieser Narbe aus geht ein fadenförmiger Strang von weissem Nahrungsdotter (*d*), der keine gelben Dotterkörner enthält und weicher als der gelbe Nahrungsdotter ist, radial bis in die Mitte der gelben Dotterkugel hinein und bildet

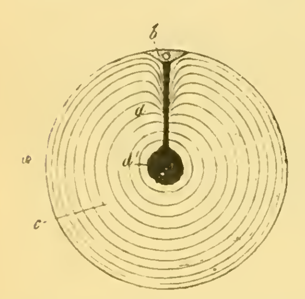


Fig. 53. **Eine reife Eizelle aus dem Eierstock des Huhnes** (im Durchschnitt). Der gelbe Nahrungsdotter ist aus concentrischen Schichten (*c*) zusammengesetzt und von einer dünnen Dotterhaut (*a*) umhüllt. Der Zellenkern oder das Keimbläschen bildet mit dem Protoplasma der Eizelle zusammen den „Bildungsdotter“ (*b*) oder die „Narbe“. Von da setzt sich der weisse Dotter (hier schwarz) bis in die Dotterhöhle fort (*d'*). Doch sind beide Dotter-Arten nicht scharf geschieden.

hier eine kleine centrale Kugel von Dotterweiss (Fig. 53 *d*). Diese ganze weisse Dottermasse ist aber nicht scharf von dem gelben Dotter getrennt, der auf erhärteten Eiern eine schwache Andeutung von concentrischer Schichtung zeigt (Fig. 53 *c*). Wie an diesem kugeligen gelben Vogel-Ei im Eierstock, so findet man auch an dem gelegten Hühner-Ei, wenn man die Eischale öffnet und den Dotter herausnimmt, an dessen Oberfläche eine kreisrunde kleine weisse Scheibe, die der Narbe oder dem Hahnentritt entspricht. Jetzt ist diese kleine weisse „Keimscheibe“ aber schon weit entwickelt, und nichts Anderes, als die G a s t r u l a des Hühnchens. Aus ihr allein entsteht der Körper des letzteren. Die ganze gelbe und weisse Dottermasse ist völlig bedeutungslos für die Gestaltung des entstehenden Hühnchens, indem dieselbe nur als Nahrungsstoff von dem sich entwickelnden Embryo verbraucht, als Proviant verzehrt wird. Die klare, zähflüssige voluminöse Eiweissmasse, welche den gelben Dotter des Vogel-Eies umgiebt, und ebenso die feste Kalkschale des letzteren, werden erst innerhalb des Eileiters um das bereits befruchtete Vogel-Ei herumgebildet.

Nachdem die Befruchtung des Vogel-Eies innerhalb des mütterlichen Körpers erfolgt ist, vollzieht sich an der linsenförmigen Stammzelle der Vorgang der flachen s c h e i b e n f ö r m i g e n F u r c h u n g (*Gastrulatio discoidalis*, Fig. 54). Zunächst entstehen aus der Stammzelle zwei gleiche Furchungszellen (*A*). Diese zerfallen

in 4 (*B*), darauf in 8, 16 (*C*), 32, 64 u. s. w. Immer geht der Zellentheilung auch die Theilung des Kernes voraus. Die Trennungsflächen zwischen den Furchungszellen erscheinen an der freien Oberfläche der „Narbe“ als „Furchen“. Die beiden ersten Furchen stehen senkrecht auf einander, im Kreuz (*B*). Darauf entstehen zwei neue Furchen, welche die ersteren unter Winkeln von 45⁰ schneiden. Die Narbe, die so zur „Keimscheibe“ wird,

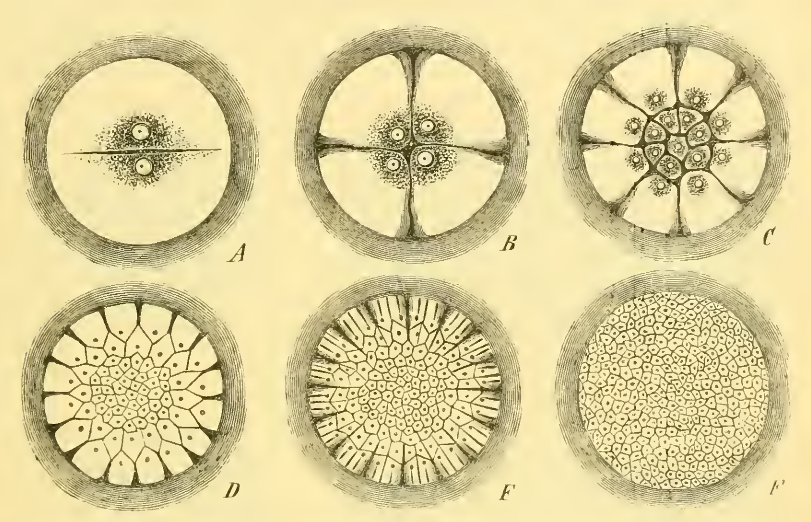


Fig. 54. **Discoidale Furchung des Vogel-Eies** (schematisch, ungefähr 10mal vergrössert). Nur der Bildungsdotter (der Hahnentritt oder die Narbe) ist an diesen 6 Figuren (*A—F*) dargestellt, weil an ihm allein sich die Furchung vollzieht. Der viel grössere Nahrungsdotter, welcher bei der Furchung sich nicht betheiligt, ist weggelassen und nur durch den äusseren dunkeln Ring angedeutet. *A* Durch die erste Furche zerfällt die Stammzelle in 2 Zellen. *B* Diese beiden ersten „Furchungsstücke“ zerfallen durch eine zweite (auf der ersten senkrechte) Furche in 4 Zellen. *C* Aus diesen 4 „Furchungsstücken“ sind 16 Zellen geworden, indem zwischen den beiden ersten Kreuzfurchen zwei andere radiale Furchen entstanden sind, und indem die inneren Enden dieser 8-strahligen Segmente durch eine centrale Ringfurche abgeschnitten sind. *D* Ein Stadium mit 16 peripherischen Radialfurchen und etwa 4 concentrischen Ringfurchen. *E* Ein Stadium mit 64 peripherischen Radialfurchen und etwa 6 Ringfurchen. *F* Durch fortgesetzte Bildung von Strahlfurchen und Ringfurchen ist die ganze Narbe in einen Haufen kleiner Zellen zerfallen und bildet nunmehr den linsenförmigen Maulbeerkeim (Morula). Immer geht der Furchenbildung die Theilung der Kerne vorher.

bildet jetzt einen achtstrahligen Stern. Indem nun um die Mitte eine Ringfurche entsteht, werden aus 8 dreieckigen Furchungszellen 16, von denen 8 in der Mitte, 8 ringsherum liegen (*C*). Weiterhin wechseln neue Ringfurchen und strahlige, gegen den Mittelpunkt gerichtete Furchen mehr oder minder unregelmässig mit einander

ab (*D*, *E*). Das Endresultat des Furchungs-Processes ist auch hier die Bildung einer grossen Menge kleiner Zellen von gleicher Beschaffenheit[73]). Auch hier, wie beim Fisch-Ei, setzen diese Furchungszellen eine kreisrunde, linsenförmige Scheibe zusammen, welche dem Maulbeerkeim entspricht und in eine kleine Vertiefung des weissen Dotters eingebettet ist. Zwischen der linsenförmigen Scheibe der Morula-Zellen und dem darunter gelegenen „weissen Dotter" bildet sich nun durch Ansammlung von Flüssigkeit eine kleine Höhle, ähnlich wie bei den Fischen. So entsteht

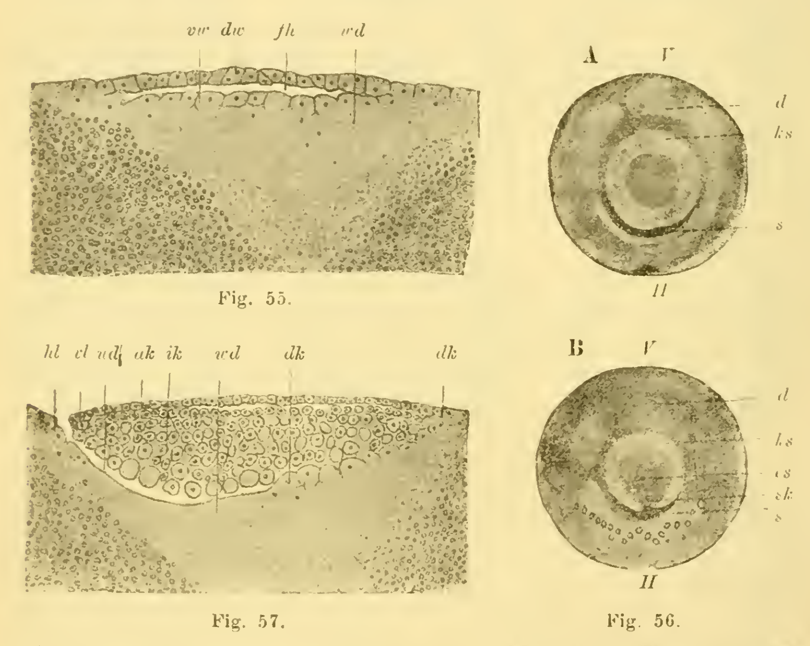


Fig. 55. Fig. 57. Fig. 56.

Fig. 55. **Verticaler Durchschnitt durch die Keimblase eines Hühner-Eies.** *fh* Furchungshöhle; *dw* Dorsal-Wand derselben; *vw* Ventral-Wand, unmittelbar übergehend in den „weissen Dotter" (*wd*). Nach DUVAL.

Fig. 56. **Die Keimscheibe des Hühner-Eies im Beginne der Gastrulation;** *A* vor der Bebrütung, *B* in den ersten Stunden der Bebrütung. Nach KOLLER. *ks* Keimscheibe, *V* ihr vorderer, *H* ihr hinterer Rand; *es* Keimschild; *s* Sichelrinne, *sk* Sichelknopf; *d* Dotter.

Fig. 57. **Median-Schnitt durch die Keimscheibe eines Zeisig,** nach DUVAL. *ud* Urdarm, *vl*, *hl* vordere und hintere Lippe des Urmundes (oder der Sichelrinne); *ak* äusseres Keimblatt, *ik* inneres Keimblatt, *dk* Dotterkerne, *wd* weisser Dotter.

die eigenthümliche und schwer zu erkennende Keimblase der Vögel (Fig. 55). Die kleine Furchungshöhle dieser stark cenogenetischen Blastula (*fh*) ist sehr flach und stark zusammengedrückt. Die obere oder dorsale Wand (*dw*) wird aus einer einzigen Schicht von helleren, deutlich gesonderten Epithelzellen gebildet; diese ent-

spricht der oberen oder animalen Hemisphäre der Triton-Blastula (Fig. 45). Die untere oder ventrale Wand des flachen Spaltraumes (*vw*) setzt sich dagegen aus grösseren und dunkleren Furchungszellen zusammen, welche zum Theil noch nicht gesondert sind und unmittelbar in die Masse des darunter liegenden weissen Dotters (*wd*) übergehen; sie entspricht der unteren oder vegetalen Halbkugel der Keimblase des Wasser-Salamanders (Fig. 45 *dz*). Die Kerne der Dotterzellen, welche sich hier besonders am Rande der linsenförmigen Keimblase stark vermehren, wandern als „Merocyten" in den weissen Dotter hinein, vermehren sich durch Theilung und tragen selbst wieder zum weiteren Wachsthum der Keimscheibe bei, indem sie ihr Nahrungs-Material zuführen.

Die Invagination der Vogel-Blastula oder die typische Einstülpung der Keimblase geschieht auch hier wieder am hinteren (aboralen) Pole der späteren Hauptaxe, in der Mitte des hinteren Randes der kreisrunden Keimscheibe (Fig. 56 *s*). Hier ist die Vermehrung der Furchungszellen am lebhaftesten; daher liegen hier zahlreichere und kleinere Zellen als in der Vorderhälfte der Keimscheibe. Der Randwulst oder der verdickte Keimscheiben-Rand ist hinten trüber, mehr weisslich und setzt sich schärfer von der Umgebung ab. In der Mitte seines Hinterrandes erscheint eine weisse, halbmondförmige Rinne, die „Sichelrinne" von Koller (Fig. 56 *s*); ein kleiner, nach vorn gerichteter Fortsatz in ihrer Mitte ist der Sichelknopf (*sk*). Dieser bedeutungsvolle Spalt ist der Urmund, den man hier schon seit Langem als „Primitiv-Rinne" beschrieben hat. Macht man durch diesen Theil einen senkrechten Median-Schnitt (in der Mittel-Ebene oder Sagittal-Ebene), so sieht man, dass sich vom Urmunde aus ein flacher und breiter Spaltraum unter die Keimscheibe nach vorn erstreckt; das ist der Urdarm (Fig. 57 *ud*). Seine Decke oder Dorsal-Wand wird durch den eingestülpten oberen Theil der Keimblase gebildet, deren Furchungshöhle nur noch als ein unbedeutender Spaltraum sichtbar ist, oben von der einfachen Zellenschicht des äusseren Keimblattes begrenzt (*ak*), unten von der mehrfachen Zellenschicht des inneren Keimblattes (*ik*). Den Boden des flachen Urdarms oder seine Ventralwand bildet der weisse Dotter (*wd*), in welchem zahlreiche Dotterkerne (*dk*) vertheilt sind. Lebhafte Vermehrung dieser Merocyten ist am Rande der Keimscheibe, und besonders in der Umgebung des sichelförmigen Urmundes bemerkbar.

Schnitte durch spätere Zustände dieser scheibenförmigen Vogel-Gastrula lehren, dass die Urdarmhöhle, als flache Tasche vom Urmunde nach vorn sich ausdehnend, den ganzen Bezirk der

kreisrunden, flach-linsenförmigen Keimblase unterhöhlt (Fig. 58 *ud*). Gleichzeitig verschwindet allmählich die spaltförmige Furchungshöhle, indem das eingestülpte innere Keimblatt (*ik*) sich von unten an das darüberliegende äussere Keimblatt (*ak*) anlegt. Der typische Process der Invagination, obwohl sehr maskirt, ist also auch hier deutlich nachweisbar, wie zuerst GOETTE und RAUBER, später DUVAL (Fig. 58) gezeigt haben.

Die älteren Embryologen (PANDER, BAER, REMAK), in neuerer Zeit namentlich KÖLLIKER, HIS u. A. hatten behauptet, dass die beiden primären Keimblätter des Hühner-Eies — des ältesten

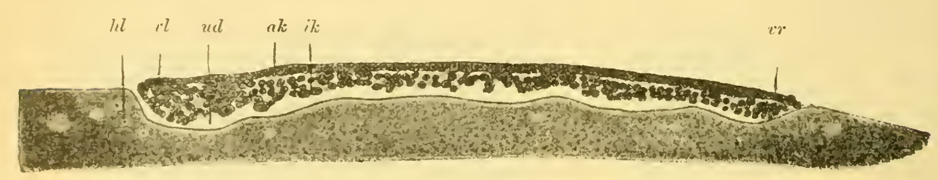


Fig. 58.



Fig. 59.

Fig. 58. **Längsschnitt durch die Scheiben-Gastrula der Nachtigall,** nach DUVAL. *ud* Urdarm, *vl*, *hl* vordere und hintere Lippe des Urmundes; *ak*, *ik* äusseres und inneres Keimblatt. *vr* Vorder-Rand der Discogastrula.

Fig. 59. **Keimscheibe der Eidechse** (*Lacerta agilis*), nach KUPFFER. *u* Urmund, *s* Sichel, *es* Embryonal-Schild, *hf* und *df* heller und dunkler Fruchthof.

und am meisten untersuchten Beobachtungs-Objectes! — durch horizontale Spaltung einer einfachen „Keimscheibe" entstünden. Dieser herrschenden Ansicht gegenüber hatte ich schon

in meiner „Gastraea-Theorie“ (1873) die Behauptung aufgestellt, dass die scheibenförmige Gastrula der Vögel, gleich derjenigen aller anderen Wirbelthiere, durch Einstülpung (Einfaltung oder Invagination) entstehe, und dass dieser typische Process nur durch die colossale Ausbildung des kugeligen Nahrungsdotters und die flache Ausbreitung der scheibenförmigen Keimblase an einer Stelle seiner Oberfläche eigenthümlich abgeändert und verdeckt sei. Ich hatte damals diese Ansicht durch die monophyletische Abstammung der Wirbelthiere zu begründen versucht, und namentlich durch den Nachweis, dass die Vögel von den Reptilien, wie diese von den Amphibien abstammen. Wenn das aber richtig ist, so muss auch die scheibenförmige Gastrula jener Amnioten ebenso durch Einstülpung einer hohlen Keimblase entstanden sein, wie das von der scheibenförmigen Gastrula der Amphibien, ihrer directen Vorfahren, schon seit Remak und Rusconi bekannt ist. Die genauen und höchst sorgfältigen Beobachtungen der genannten Autoren (Goette, Rauber, Duval) haben in neuerer Zeit dafür bei den Vögeln entscheidende Beweise geliefert, wie es bei den Reptilien durch die schönen Beobachtungen von Kupffer, Benecke, Wenkebach u. A. geschehen ist. An der schildförmigen Keimscheibe der Eidechsen (Fig. 59), der Crocodile, der Schildkröten und anderer Reptilien findet sich in der Mitte des hinteren Randes (an derselben Stelle, wo die Sichelrinne der Vögel liegt) ein Querspalt (*u*), der in einen flachen, taschenförmigen Blindsack hineinführt, den Urdarm. Die vordere (dorsale) und hintere (ventrale) Lippe des Querspaltes verhalten sich ganz ebenso wie die Lippen des Urmundes (oder der Sichelrinne) bei den Vögeln.

Von dieser besonderen Keimungs-Form der Sauropsiden (Reptilien und Vögel) ist nun auch die Gastrulation der Säugethiere abzuleiten. Denn diese jüngste und höchst entwickelte Wirbelthier-Klasse ist, wie wir später sehen werden, erst in verhältnissmässig später Zeit aus einer älteren Reptilien-Gruppe, den Theriosauriern, hervorgegangen; und alle diese Amnioten müssen von einer gemeinsamen älteren Stammform, den Protamnioten oder Proreptilien, ursprünglich abstammen. Also muss auch die besondere Keimungsform der Säugethiere durch cenogenetische Abänderungen aus der älteren Gastrulations-Form der Sauropsiden entstanden sein. Die Anerkennung dieses Satzes ist die erste Vorbedingung für das phylogenetische Verständnis der Keimblätter-Bildung der Säugethiere, und also auch des Menschen.

Diesen fundamentalen Satz habe ich zuerst 1877 in meinem Aufsatze „Ueber die Gastrulation der Säugethiere“ aufgestellt und

dadurch zu beweisen gesucht, dass ich eine phylogenetische Rückbildung des Nahrungsdotters und des Dottersackes auf dem Wege von den Proreptilien zu den Säugethieren annahm (l. c. p. 257). „Das cenogenetische Anpassungs-Verhältniss, welches die Rückbildung des rudimentären Dottersackes der Säugethiere veranlasst hat, liegt klar auf der Hand. Es ist die Anpassung an den lange dauernden Aufenthalt im Uterus der lebendig gebärenden Säugethiere, deren Vorfahren sicher eierlegend waren. Indem der Proviant-Vorrath des mächtigen Nahrungsdotters, welchen die oviparen Vorfahren dem gelegten Ei mit auf den Weg gaben, durch die Anpassung an den längeren Aufenthalt im Fruchtbehälter bei ihren viviparen Epigonen überflüssig wurde, und indem hier das mütterliche Blut in der Uterus-Wand sich zur wichtigsten Nahrungsquelle gestaltete, musste natürlich der überflüssig gewordene Dottersack durch embryonale Anpassung rückgebildet werden.“ (Nachträge zur Gastraea-Theorie, S. 258.)

Diese meine Auffassung fand damals sehr wenig Anklang und wurde namentlich von Kölliker, Hensen und His entschieden bekämpft; trotzdem hat sie sich allmählig eingebürgert und hat neuerdings durch eine grosse Anzahl vortrefflicher Beobachtungen über die Gastrulation der Säugethiere eine sichere Begründung erfahren; vor Allem durch die ausgezeichneten Untersuchungen von Eduard Van Beneden über die Kaninchen und Fledermäuse, von Selenka über die Beutelthiere und Nagethiere, von Heape und Lieberkühn über den Maulwurf, von Kupffer und Keibel über die Nagethiere, von Bonnet über die Wiederkäuer u. A. Von allgemeinen vergleichenden Gesichtspunkten aus haben namentlich Carl Rabl in seiner Theorie des Mesoderms, Oscar Hertwig in der neuesten (III.) Auflage seines Lehrbuchs (1890), und Hubrecht in den „Studies in Mammalian Embryology“ (1891) jene Auffassung unterstützt und die eigenthümlich abgeänderte Keimung der Säugethiere von der Gastrulation der Reptilien abzuleiten versucht.

Inzwischen wurde auch (1884) durch die Beobachtungen von Wilhelm Haacke und Caldwell die sehr interessante, schon lange vermuthete Thatsache erwiesen, dass die niedersten Säugethiere, die Schnabelthiere oder Monotremen, Eier legen, wie die Vögel und Reptilien, und nicht lebendige Junge gebären, gleich den übrigen Mammalien. Obgleich nun die Gastrulation der Monotremen noch nicht beobachtet werden konnte, so kann es doch bei der beträchtlichen Grösse ihres Nahrungsdotters keinem Zweifel unterliegen, dass ihre Eifurchung discoidal sein und in gleicher Weise zur Bildung einer sichelmündigen Discogastrula führen wird,

wie bei den Reptilien und Vögeln. Ich habe daher die Monotremen schon 1875 (in meiner Abhandlung über „die Gastrula und die Eifurchung der Thiere“, p. 65) zu den discoblastischen Vertebraten gestellt. Vielleicht gilt dasselbe sogar noch von einem Theile der Beutelthiere, während ein anderer Theil derselben nach den schönen Untersuchungen von SELENKA ein Verbindungsglied zwischen jenen und den Placentalthieren herstellt.

Fig. 60. **Ei des Opossum (*Didelphys*) in Viertheilung**, nach SELENKA. *b* die 4 Blastomeren *r* Richtungskörper. *c* Kernlose Gerinnsel. *p* Eiweisshülle.

Fig. 61. **Keimblase des Opossum (*Didelphys*)**, nach SELENKA *a* Animal-Pol der Blastula. *v* Vegetal-Pol. *en* Mutterzelle des Entoderms. *ex* Exodermzellen. *s* Spermidien. *ib* kernlose Dotterballen (Reste des Nahrungsdotters). *p* Eiweisshülle.

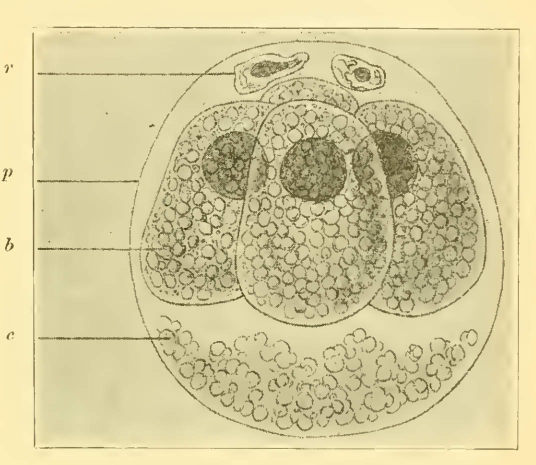


Fig. 60.

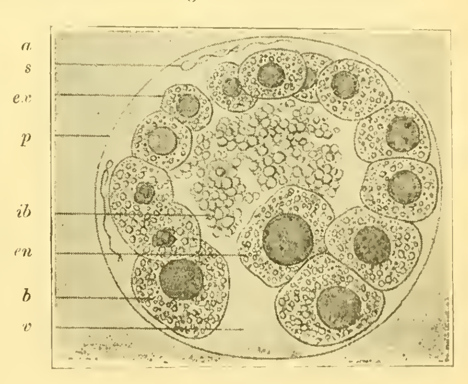


Fig. 61.

Das befruchtete Ei der Beutelratte oder des Opossum (*Didelphys*) zerfällt nach SELENKA zuerst in 2, dann in 4, darauf in 8 gleiche Zellen; die Eifurchung ist also anfangs eine äquale oder gleichmässige. Erst im weiteren Verlaufe der Zellen-Theilung sondert sich eine grössere, durch trüberes Plasma und grösseren Gehalt an Dotterkörnern ausgezeichnete Zelle (die Mutterzelle des Entoderms, Fig. 61 *en*) von den übrigen Blastomeren ab; letztere vermehren sich rascher, erstere langsamer. Indem sich weiterhin reichliche Flüssigkeit in der Morula ansammelt, entsteht eine kugelige Keimblase, deren Wand von ungleicher Dicke ist, ähnlich der des Amphioxus (Fig. 38 *E*) und der Amphibien (Fig. 45). Die obere oder animale Hemisphäre wird von einer grösseren Anzahl

kleinerer Zellen gebildet, die untere oder vegetale Halbkugel hingegen von einer kleineren Anzahl grösserer Zellen. Eine von diesen letzteren, durch besondere Grösse ausgezeichnet (Fig. 61 *en*) liegt am Vegetal-Pol der Keimblasen-Axe, an der Stelle, wo sich später der Urmund (Prostoma) bildet. Diese ist die Mutterzelle des Entoderms; sie beginnt nun ebenfalls sich durch Theilung zu vermehren, und ihre Tochterzellen (Fig. 62 *i*) breiten sich, von dieser Stelle ausgehend, allmählig über die Innenfläche der Keimblase, zunächst

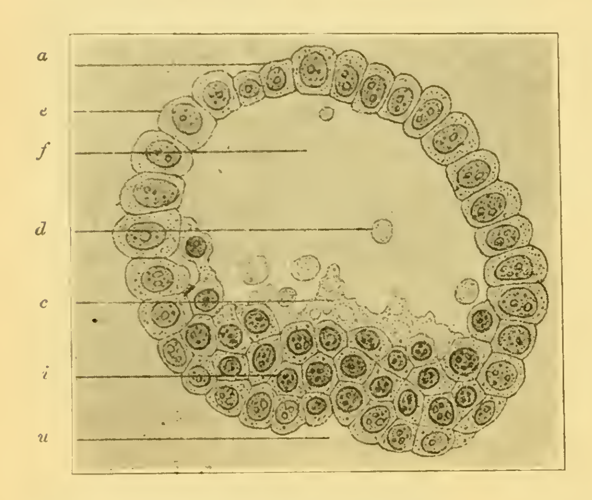


Fig. 62. **Keimblase des Opossum** (*Didelphys*) **im Beginne der Gastrulation, nach** SELENKA. *e* **Exoderm.** *i* **Entoderm.** *a* **Animalpol.** *u* **Urmund am Vegetal-Pol.** *f* **Furchungshöhle** *d* **Kernlose Dotterballen (Reste des reducirten Nahrungsdotters).** *c* Kernlose Gerinnsel (ohne Dotterkörner).

nur über ihre vegetale Halbkugel aus. Die trüberen Entoderm-Zellen (*i*) unterscheiden sich anfangs durch mehr rundliche Form und dunklere Kerne von den höheren und helleren, mehr länglichen Exoderm-Zellen (*e*); später werden beide stark abgeplattet, die inneren Keimblatt-Zellen noch mehr als die äusseren.

Sehr bemerkenswerth sind die kernlosen Dotterballen und Gerinnsel (Fig. 62 *d*), welche in der Flüssigkeit der Keimblase bei diesen Beutelthieren sich finden; sie sind als die Reste des phylogenetisch rückgebildeten Nahrungsdotters zu deuten, welcher bei ihren Vorfahren, den Monotremen, ebenso wie bei den Reptilien entwickelt war.

Im weiteren Verlaufe der Gastrulation vom Opossum geht die eiförmige Gestalt der Gastrula (Fig. 63) allmählig in die kugelige über, indem eine grössere Menge von Flüssigkeit sich in der Blase ansammelt. Zugleich breitet sich das Entoderm (Fig. 64 *i*) immer weiter an der Innenfläche des Exoderms (*e*) aus. Es entsteht eine kugelige Blase, deren Wand aus zwei dünnen, einfachen Zellenschichten besteht; die Zellen des äusseren Keimblattes sind rund-

licher, die des inneren platter. In der Gegend des Urmundes (*p*) sind die Zellen weniger flach und zeigen reichliche Vermehrung. Von hier geht auch die Bildung des Mesoderms aus, und zwar von der hinteren (ventralen) Lippe des Urmundes oder Prostoma, der sich in einen medianen Längsspalt, die Primitivrinne, auszieht.

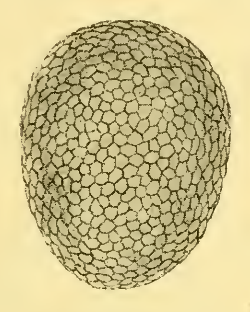


Fig. 63

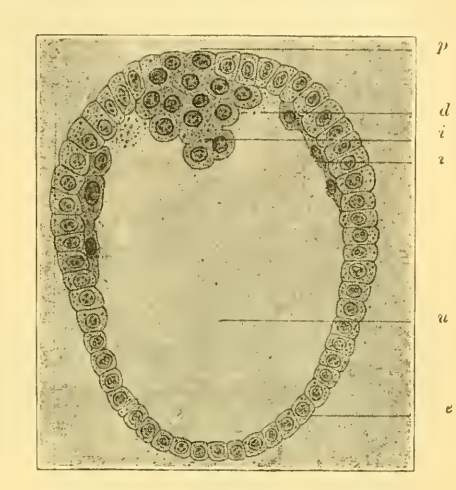


Fig. 64.

Fig. 63. **Eiförmige Gastrula des Opossum** (*Didelphys*), etwa 8 Stunden alt, nach SELENKA (von aussen gesehen).

Fig. 64. **Längsschnitt durch dieselbe Gastrula** (Fig. 63). Nach SELENKA. *p* Urmund (Prostoma). *e* Exoderm, *i* Entoderm. *d* Dotterreste in der Urdarmhöhle (*u*).

Noch stärker cenogenetisch abgeändert und abgekürzt, als bei den Beutelthieren, erscheint die Gastrulation bei den Placental-Thieren. Dieselbe ist erst vor 16 Jahren (1875) durch die ausgezeichneten Untersuchungen von VAN BENEDEN bekannt geworden, und zwar zuerst am Ei des Kaninchens. Da aber auch der Mensch zu dieser Unterklasse gehört, und da seine noch unbekannte Gastrulation nicht wesentlich von derjenigen der anderen Placental-Thiere verschieden sein wird, verdient sie die genaueste Untersuchung. Zunächst fällt hier die besondere Eigenthümlichkeit auf, dass schon die beiden ersten Furchungszellen, welche aus der Theilung der befruchteten Eizelle (Fig. 65) hervorgehen, an Grösse und Beschaffenheit verschieden sind; bald sind diese Unterschiede geringer (Fig. 66), bald auffallender. Die eine von diesen beiden ältesten Tochterzellen der Cytula — oder den „beiden ersten Blastomeren" — ist etwas grösser, heller und durchsichtiger als die andere. Auch färbt sich die kleinere Furchungszelle in Carmin, Osmium u. s. w. viel intensiver als die grössere. Dadurch offenbaren beide Zellen schon ihre wichtige Beziehung zu den beiden Urkeimblättern: die hellere und festere Furchungszelle

(Fig. 66 *e*) ist die Mutterzelle des Exoderms: die dunklere und weichere Furchungszelle (Fig. 66 *i*) ist die Mutterzelle des Entoderms. Alle Zellen des äusseren Keimblattes oder Hautblattes sind Abkömmlinge der Exoderm-Mutterzelle (Taf. II. Fig. 13 *e*). Ebenso sind sämmtliche Zellen des inneren Keimblattes oder Darmblattes Nachkommen der Entoderm-Mutterzelle (Taf. II, Fig. 13 *i*). Dasselbe interessante Verhältniss, welches uns hierin die Säugethiere bieten, zeigen viele niedere Thiere noch mehr ausgesprochen. Bei vielen Würmern z. B. zerfällt die Stammzelle bei beginnender Furchung in zwei Furchungs-

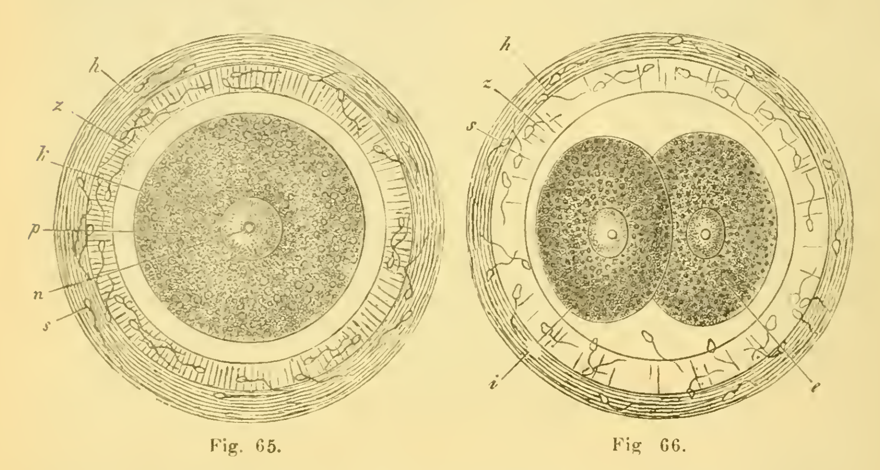


Fig. 65. Fig. 66.

Fig. 65. **Stammzelle oder Cytula des Säugethieres** (vom Kaninchen). *k* Stammkern. *n* Kernkörperchen *p* Protoplasma der Stammzelle. *z* Veränderte Zona pellucida. *h* Aeussere Eiweisshülle. *s* Todte Spermazellen.

Fig. 66. **Beginnende Furchung des Säugethier-Eies** (vom Kaninchen). Die Stammzelle ist in zwei ungleiche Zellen zerfallen: die hellere Mutterzelle des Hautblattes (*e*) und die dunklere Mutterzelle des Darmblattes (*i*). *z* Zona pellucida *h* Aeussere Eiweisshülle. *s* Todte Spermazellen.

zellen von sehr ungleicher Grösse und chemischer Beschaffenheit. Die Exoderm-Mutterzelle ist hier oft vielmals kleiner als die Entoderm-Mutterzelle, welche einen mächtigen Proviant-Vorrath von Nahrungsdotter enthält.

Die beiden ersten Furchungszellen des Kaninchens, welche wir demnach als die Mutterzellen der beiden primären Keimblätter betrachten müssen, zerfallen nun durch gleichzeitige Theilung in je zwei Zellen (Fig. 67; Taf. II, Fig. 14). Diese vier Furchungszellen liegen gewöhnlich in zwei verschiedenen, auf einander senkrechten Ebenen (seltener in einer Ebene). Die zwei grösseren und helleren Zellen (Fig. 67 *e*), die Tochterzellen der Exoderm-

Mutterzelle, farben sich in Carmin weniger intensiv, als die beiden kleineren und dunkleren Zellen, die Töchter der Entoderm-Mutterzelle (Fig. 67 *i*). Die Linie, welche die Mittelpunkte der beiden letzteren Furchungskugeln verbindet, steht gewöhnlich senkrecht auf der Linie, welche die beiden ersteren verbindet. Nunmehr zerfällt jede von diesen 4 Zellen durch Theilung abermals in 2 gleiche Tochterzellen; wir bekommen a c h t F u r c h u n g s z e l l e n, die Urenkelinnen der Stammzelle (Fig. 68). Vier grössere, festere und hellere Zellen liegen in einer Ebene: die Enkelinnen der Exoderm-

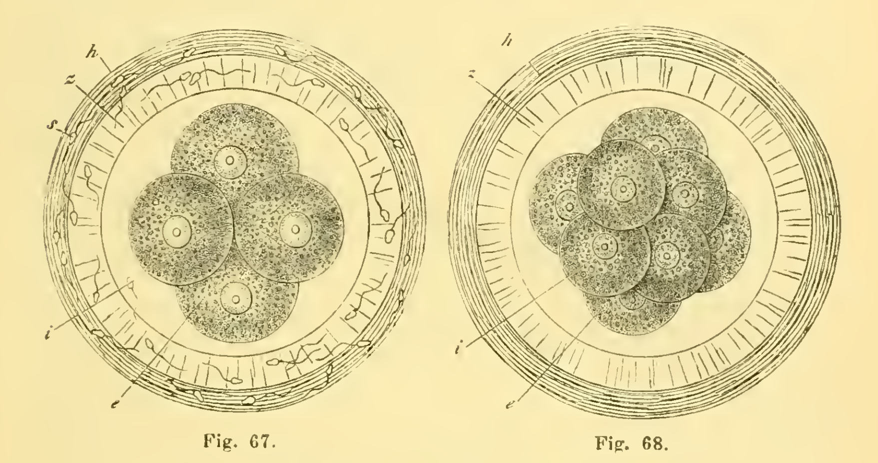


Fig. 67. Fig. 68.

Fig. 67. **Die vier ersten Furchungszellen des Säugethieres** (vom Kaninchen). *e* Die beiden Exoderm-Zellen (grösser und heller). *i* Die beiden Entoderm-Zellen (kleiner und dunkler). *z* Zona pellucida. *h* Aeussere Eiweisshülle.

Fig 68. **Säugethier-Ei mit acht Furchungszellen** (vom Kaninchen). *e* Vier Exoderm-Zellen (grösser und heller). *i* Vier Entoderm-Zellen (kleiner und dunkler). *z* Zona pellucida. *h* Aeussere Eiweisshülle.

Mutterzelle. Vier kleinere, weichere und dunklere Zellen liegen in einer zweiten, jener parallelen Ebene: die Enkelinnen der Entoderm-Mutterzelle. Wenn wir die Mittelpunkte von je zwei entgegengesetzten Furchungszellen einer Ebene durch gerade Linien verbinden, so schneiden sich diese letzteren unter rechten Winkeln. Aber die vier Verbindungslinien beider parallelen Ebenen zusammen schneiden sich unter Winkeln von 45 Grad.

Jetzt aber verändern die acht Furchungszellen ihre ursprüngliche Lage und ihre kugelige Gestalt. Eine von den vier Entoderm-Zellen tritt in die Mitte des Zellenhaufens und bildet zusammen mit den drei anderen eine Pyramide (oder ein Tetraeder). Die vier Exodermzellen legen sich über die Spitze dieser Pyramide

haubenförmig herüber (Taf. II. Fig. 15). Das ist der Anfang eines Keimungsprocesses, den wir als abgekürzte Wiederholung der Einstülpung der Keimhaut auffassen müssen und der zur Gastrula-Bildung führt. Von jetzt an folgt die weitere Furchung des Säugethier-Eies einem Rhythmus, der demjenigen des Frosch-Eies im Wesentlichen gleich ist. Während bei der ursprünglichen (oder primordialen) Eifurchung der Rhythmus in regelmässig geometrischer Progression fortschreitet (2, 4, 8, 16, 32, 64, 128 u. s. w.), so ist die Zahlenfolge der abgeänderten Progression beim Säugethier-Ei dieselbe wie beim Amphibien-Ei: 2, 4, 8, 12, 16, 24, 32, 48, 64, 96, 160 u. s. w. (vergl. die V. Tabelle). Das rührt davon her, dass von jetzt an die lebhafteren Exoderm-Zellen sich rascher vermehren als die trägeren Entoderm-Zellen. Die letzteren bleiben immer etwas hinter den ersteren zurück und werden von ihnen umwachsen. Diese Umwachsung oder *Epibolie* der inneren Darmblatt-Zellen ist aber im Grunde nichts Anderes, als die Einstülpung oder *Invagination* der vegetalen Halbkugel in die animale Hemisphäre der Keimblase; d. h. die Bildung einer Gastrula (Fig. 69)[69].

Zunächst folgt also jetzt ein Stadium, in welchem der Säugethier-Keim aus 12 Furchungszellen besteht. 4 dunklere Entoderm-Zellen bilden eine dreiseitige Pyramide, die von einer Haube von 12 helleren Exoderm-Zellen bedeckt ist (Taf. II, Fig. 15 im Durchschnitt). Das nächste Stadium, mit 16 Furchungszellen, zeigt uns 4 Entodermzellen im Inneren, 4 andere aussen und unten; während die 8 Exoderm-Zellen in Gestalt einer halbkugeligen Haube die obere Hälfte des Keimes bedecken. Die letztere umwächst die innere Zellenmasse noch mehr, indem nun aus den 8 Exoderm-Zellen 16 werden; von den 8 Entoderm-Zellen liegen 3, 4 oder 5 im Inneren, 5, oder entsprechend 4 oder 3, an der Basis des kugeligen Keims (Taf. II, Fig. 16). Auf dieses Stadium von 24 Zellen folgt eins mit 32, indem auch die 8 Entodermzellen sich verdoppeln. Weiterhin folgen nun Keimformen mit 48 Furchungszellen (32 Exoderm, 16 Entoderm); 64 Furchungszellen (32 Hautblatt, 32 Darmblatt); 96 Furchungszellen (64 Exoderm, 32 Entoderm) u. s. w.

Wenn die Zahl der Furchungszellen beim Säugethier-Keim auf 96 gestiegen ist (beim Kaninchen ungefähr 70 Stunden nach der Befruchtung), tritt die charakteristische Form der Hauben-Gastrula (*Amphigastrula*) deutlich hervor (Fig. 69; vergl. Taf. II, Fig. 17, im Durchschnitt). Der kugelige Keim besteht aus einer centralen Masse von 32 weichen, rundlichen, dunkelkörnigen Ento-

dermzellen, welche durch gegenseitigen Druck vieleckig abgeplattet sind und sich mit Osmium-Säure dunkelbraun färben (Fig. 69 *i*). Diese centrale dunkle Zellenmasse ist umgeben von einer helleren kugeligen Hülle, gebildet aus 64 würfelförmigen, kleineren und feinkörnigen Exoderm-Zellen, die in einer einzigen Schicht nebeneinander liegen und sich durch Osmiumsäure nur sehr schwach färben (Fig. 69 *e*). Nur an einer einzigen Stelle ist diese Exoderm-Hülle unterbrochen, indem 1, 2 oder 3 Entoderm-Zellen hier frei zu Tage treten. Diese letzteren bilden den Dotterpfropf und füllen den Urmund der Gastrula aus (*o*). Die centrale Urdarmhöhle (*d*) ist von Entoderm-Zellen erfüllt (Taf. II, Fig. 17). Die einaxige oder monaxonie Grundform der Säugethier-Gastrula ist dadurch deutlich ausgesprochen [69].

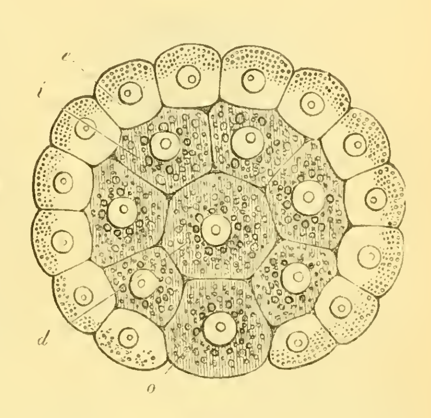


Fig. 69. Gastrula des Säugethieres (Epigastrula vom Kaninchen), im Längsschnitt durch die Axe. *e* Exoderm-Zellen (64, heller und kleiner). *i* Entoderm-Zellen (32, dunkler und grösser). *d* Centrale Entoderm-Zelle, die Urdarmhöhle ausfüllend. *o* Peripherische Entoderm-Zelle, die Urmundöffnung verstopfend (Dotterpfropf im Rusconi'schen After).

Im weiteren Verlaufe der Gastrulation entsteht nun aus dieser eigenthümlichen, soliden Amphigastrula der Placentalthiere ebenso eine grosse, kugelige „Keimblase", wie wir es vorher bei den Beutelthieren gefunden haben. Durch Ansammlung von Flüssigkeit bildet sich in der soliden Gastrula (Fig. 70 *A*) eine excentrische Höhle, und zwar in der Weise, dass an einer bestimmten Stelle der Haufen der dunkleren Entoderm-Zellen (*hy*) in directem Zusammenhang mit der kugeligen Hüll-Schicht der helleren Exoderm-Zellen (*ep*) bleibt. Diese Stelle entspricht dem ursprünglichen Urmunde (Prostoma oder Blastoporus). Von dieser bedeutungsvollen Stelle ausgehend breitet sich später das innere Keimblatt ringsum an der Innenfläche des äusseren aus, dessen Zellenschicht die Wand der Hohlkugel bildet; die Ausbreitung schreitet ringsum vom vegetalen Pole fort gegen den animalen Pol hin.

Somit ist denn auch die Gastrulation der Placentalthiere, die sich am weitesten von derjenigen des Amphioxus, der ursprünglichsten Form entfernt, auf denselben Typus der ursprünglichen Bildung zurückgeführt, auf die Invagination einer modificirten

Blastula. Die besondere Eigenthümlichkeit derselben besteht darin, dass der eingestülpte Theil der Keimhaut keinen vollkommen geschlossenen (nur am Urmund offenen) Blindsack darstellt, wie gewöhnlich; sondern dass dieser Blindsack an der ventralen (dem dorsalen Urmunde entgegengesetzten) Wölbung eine weite Oeffnung besitzt; durch diese Oeffnung communicirt der entstehende Urdarm von Anfang an mit der Keimhöhle der Blastula. Das eingestülpte

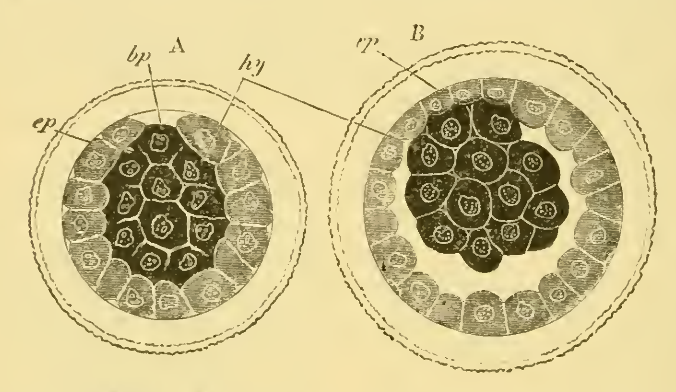


Fig. 70. **Gastrula des Kaninchens.** *A* als solider kugeliger Zellenhaufen, *B* in die Keimdarmblase sich umwandelnd. *bp* Urmund. *ep* Exoderm. *hy* Entoderm.

haubenförmige Entoderm wuchert mit freiem, ringförmigem Rande an der Innenfläche des Entoderms gegen den Vegetal-Pol hin; erst wenn es diesen erreicht und die Innenfläche der Keimblase vollständig umwachsen hat, erfolgt hier der Schluss des Urdarms. Jener auffallende directe Uebergang der Urdarmhöhle in die Furchungshöhle erklärt sich einfach durch die unentbehrliche Annahme, dass bei den meisten Säugethieren die Dottermasse rückgebildet ist, welche die ältesten Formen dieser Klasse (die Monotremen) und ihre Vorfahren (die Reptilien) noch besitzen. Somit ist die wesentliche Einheit der Gastrulation für alle Wirbelthiere, trotz der auffallenden Unterschiede in den einzelnen Klassen, nunmehr klar erwiesen.

Um unsere Uebersicht über die wichtigen Vorgänge der Eifurchung und Gastrulation zu vervollständigen, wollen wir nun schliesslich noch einen flüchtigen Blick auf die vierte Hauptform derselben werfen, auf die oberflächliche Furchung (*Segmentatio superficialis*, Taf. III, Fig. 25—30). Bei den Wirbelthieren kommt diese Hauptform gar nicht vor. Dagegen spielt sie die grösste Rolle in dem umfangreichen Stamme der Gliederthiere, bei den

Insecten, Spinnen, Tausendfüssen und Krebsen. Die daraus hervorgehende eigenthümliche Form der Gastrula ist die Blasengastrula (*Perigastrula*, Taf. III, Fig. 29).

Bei den Eiern, welche dieser oberflächlichen oder superficialen Furchung unterliegen, ist ebenso, wie bei den vorher betrachteten Eiern der Vögel, Reptilien, Fische u. s. w., der Bildungsdotter vom Nahrungsdotter scharf getrennt; und nur der erstere unterliegt der Furchung, an welcher der letztere zunächst gar keinen Antheil nimmt. Während aber bei den „telolecithalen Eiern“ mit scheibenförmiger Gastrulation der Bildungsdotter excentrisch, an einem Pole des einaxigen Eies liegt, und der Nahrungsdotter am anderen Pole angehäuft ist, so sehen wir dagegen bei den Eiern mit oberflächlicher Furchung den Bildungsdotter auf der ganzen Oberfläche des Eies ausgebreitet; er umschliesst „blasenförmig“ den Nahrungsdotter, welcher central, in der Mitte dieser „centrolecithalen Eier“ abgelagert ist. Da nun die Furchung bloss den ersteren, nicht den letzteren betrifft, so muss dieselbe natürlich ganz „oberflächlich“ verlaufen; der Nahrungsvorrath, der in der Mitte angehäuft ist, bleibt davon unberührt. Im Uebrigen verläuft diese oberflächliche Furchung meist ganz regelmässig, wie die ursprüngliche Furchung, in geometrischer Progression (Taf. III, Fig. 25—30 stellt einige Zustände derselben auf senkrechten Meridianschnitten durch die ellipsoiden Eier eines Krebses, *Peneus* dar). Der Stammkern oder „erste Furchungskern“, welcher ursprünglich im Mittelpunkte der Stammzelle liegt, theilt sich zunächst in 2, dann in 4 und 8—16 Kerne. Diese wandern centrifugal aus dem centralen Nahrungsdotter aus und vertheilen sich in gleichen Abständen im oberflächlichen Bildungsdotter (Taf. III, Fig. 26). Hier vermehren sie sich fortdauernd durch Theilung (Fig. 27). Schliesslich zerfällt der ganze Bildungsdotter in zahlreiche, kleine und gleichartige Zellen, welche in einer einzigen Schicht an der gesammten Oberfläche des Eies neben einander liegen und eine oberflächliche Keimhaut bilden (*Blastoderma*, Fig. 28 *b*). Diese Keimhaut ist eine einfache, vollkommen geschlossene Blase, deren innerer Hohlraum vollständig vom Nahrungsdotter ausgefüllt ist. Nur durch die chemische Beschaffenheit ihres Inhalts ist diese wahre „Keimhautblase“ oder Blastula (Fig. 28) von derjenigen der archiblastischen Eier (Taf. II, Fig. 4) verschieden. Bei letzterer ist der Inhalt Wasser oder eine wasserklare Gallerte; bei ersterer ein dichtes, an Nahrungsstoff reiches Gemenge von eiweissartigen und fettartigen Substanzen. Da dieser umfangreiche Nahrungsdotter die Mitte des

Eies schon vor Beginn der Furchung erfüllt, so ist hier natürlich kein Unterschied zwischen dem Maulbeerkeim und dem Blasenkeim.

Nachdem die Keimhautblase (Taf. III, Fig. 28) vollkommen ausgebildet ist, erfolgt auch hier die bedeutungsvolle Einstülpung, welche die Gastrulation bedingt (Fig. 29). Es entsteht an einer Stelle der Oberfläche eine kreisrunde, grubenförmige Vertiefung, und diese erweitert sich zu einer Höhle: der Urdarmhöhle der Gastrula (Fig. 29 *d*); die Stelle der Einstülpung oder Invagination bildet den Urmund der letzteren (*o*). Der eingestülpte Theil der Keimhaut, dessen Zellen sich vergrössern und eine schlanke Cylinder-Gestalt annehmen, bildet das Darmblatt und umschliesst die Höhle des Urdarms. Der oberflächliche, nicht eingestülpte Theil der Keimhaut bildet das Hautblatt; seine Zellen werden durch fortgesetzte Theilung kleiner und mehr abgeplattet. Der Raum zwischen Hautblatt und Darmblatt (oder der Rest der „Furchungshöhle") bleibt von Nahrungsdotter erfüllt, der nun allmählig aufgezehrt wird. Nur dadurch unterscheidet sich unsere Blasen-Gastrula (*Perigastrula*, Fig. 29) wesentlich von der ursprünglichen Form der Glocken-Gastrula (*Archigastrula*, Fig. 6). Offenbar ist die erstere aus der letzteren im Laufe langer Zeiträume allmählig entstanden, indem sich Nahrungsdotter in der Mitte des Eies ansammelte[75]).

Wir dürfen es als einen Fortschritt von weitreichender Bedeutung betrachten, dass wir so im Stande gewesen sind, alle die zahlreichen und mannichfaltigen Erscheinungen in der Keimung der verschiedenen Thiere auf diese vier Hauptformen der Eifurchung und Gastrulabildung zurückzuführen. Von diesen vier Hauptformen aber konnten wir eine einzige als die ursprüngliche, palingenetische, die drei anderen hingegen als cenogenetische, davon abgeleitete Formen erklären. Sowohl die ungleichmässige, als auch die scheibenförmige und oberflächliche Furchung sind offenbar erst in Folge secundärer Anpassung aus der primären, ursprünglichen Furchung entstanden; und als wichtigster Grund für ihre Entstehung ist die allmählige Ausbildung eines Nahrungsdotters zu betrachten, sowie der immer frühzeitiger sich ausbildende Gegensatz zwischen animaler und vegetaler Eihälfte, zwischen Hautblatt und Darmblatt.

Zehnter Vortrag.

Die Coelom-Theorie.

„Wenn die vergleichende Entwickelungsgeschichte das reichliche, aus zahllosen Einzel-Untersuchungen ihr zuströmende Material wissenschaftlich verwerthen soll, so muss sie einer doppelten Aufgabe genügen. Wie ihre Schwester-Wissenschaft, die vergleichende Anatomie, für die ausgebildeten Thiere, so hat sie für die Keime die morphologisch gleichwerthigen Theile festzustellen und über das verwandtschaftliche Verhältniss der Thierformen Klarheit zu verbreiten. Zweitens hat sie aber auch die Processe der Entwickelung zum Gegenstand ihrer Beurtheilung zu machen, und uns in das Wesen dieser Processe einen Einblick zu gewähren."

Oscar Hertwig (1881).

Das Mesoderm oder mittlere Keimblatt. Coelom oder Leibeshöhle. Die vier secundären Keimblätter. Zwei Grenzblätter und zwei Mittelblätter. Die Coelomtaschen der Wirbelthiere. Palingenetische Coelomation der Acranier. Cenogenetische Coelomation der Cranioten. Coelomula und Chordula. Urmund und Primitivrinne.

Inhalt des zehnten Vortrages.

Zahl der Keimblätter bei den Thieren. Zweiblättrige und dreiblättrige Thiere (Coelenterien). Vierblättrige Thiere, mit zwei Grenzblättern und zwei Mittelblättern (Coelomarien). Darmhöhle und Leibeshöhle. Bedeutung der vier secundären Keimblätter. Theorien ihrer Entstehung (Faltung oder Spaltung). Aeltere Theorien von Baer und Remak. Coelom-Theorie von Hertwig: Entstehung der Leibeshöhle primär durch Einstülpung, secundär durch Spaltung. Einwachsen der paarigen Coelom-Taschen vom Urmund aus. Coelomation von Sagitta und Amphioxus. Palingenetische und cenogenetische Coelomation. Parietal-Blatt (Hautfaserblatt) und Visceralblatt (Darmfaserblatt). Coelomula und Chordula. Entsprechende Stammformen: Coelomaea und Chordaea. Abschnürung der Chorda von der Rückenwand des Urdarms (zwischen beiden Coelom-Taschen). Leere und volle Taschen. Die Coelom-Taschen der Bilaterien waren ursprünglich Geschlechtsdrüsen. Ventrale Verschmelzung derselben. Dorsales Mesenterium oder Gekröse. Cenogenetische Coelomation der Amphibien und Amnioten. Der Urmund des Amnioten-Keims wird zur Primitivrinne. Der Urmund-Rand (Properistoma) als Vegetations-Punkt oder Keimungs-Quelle (Blastocrene). Die vierblättrige Coelomula der Reptilien, Vögel und Säugethiere.

Litteratur:

Ernst Haeckel, 1872. *Die Leibeshöhle und die Darmhöhle der Thiere. Der Ursprung des Mesoderms und der Geschlechts-Organe.* (*In: Biologie der Kalkschwämme, VII. Capitel.*)

Thomas Huxley, 1875. *On the classification of the animal kingdom.* (*Quart. Journ. Microsc. Sc. Vol. XV.*)

E. Ray-Lankester, 1875. *On the invaginate Planula or diploblastic phase of Paludina vivipara.* (*Quart. Journ. Microsc. Sc. Vol. XV.*)

Francis Balfour, 1875. *Early stages in the development of Vertebrates.* (*Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XV.*)

E. Ray-Lankester, 1877. *Revision of speculations relative to the origin and significance of the germ-layers.* (*Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XVII.*)

Oscar Hertwig, 1880. *Die Chaetognathen. II. Heft der „Studien zur Blätter-Theorie“.*

Oscar Hertwig und **Richard Hertwig**, 1881. *Die Coelom-Theorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes.*

Oscar Hertwig, 1881. *Die Entwickelung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere.*

Berthold Hatschek, 1881. *Studien über Entwickelung des Amphioxus.*

Carl Rabl, 1889. *Theorie des Mesoderms.* (*Morphol. Jahrb. Vol. XV.*)

X.

Meine Herren!

Die beiden Blastophylle oder „primären Keimblätter", welche die Gastraea-Theorie als die ursprüngliche Grundlage der Körperbildung bei sämmtlichen Metazoen nachgewiesen hat, bleiben in dieser einfachsten Form nur bei Coelenterien der niedrigsten Stufe zeitlebens bestehen, bei *Olynthus* und *Prophysema*, bei *Hydra* und verwandten einfachsten Acalephen. Bei allen übrigen Thieren treten später zwischen jenen beiden primären Körperschichten neue Zellenlager auf, welche allgemein unter dem Begriffe des Mittelblattes oder Mesoderma zusammengefasst werden. Gewöhnlich bilden später die verschiedenen Producte dieses Mittelblattes die Hauptmasse des Thierkörpers, während sich das ursprüngliche Entoderm oder innere Keimblatt auf die Auskleidung des Darmcanales und seiner drüsigen Anhänge beschränkt; und anderseits das Exoderm oder das äussere Keimblatt den äusseren Ueberzug des Körpers, die Oberhaut und das Nervensystem liefert.

Bei einigen grossen Gruppen niederer Thiere bleibt das mittlere Keimblatt eine einzige zusammenhängende Masse; und diese hat man als dreiblätterige Metazoen bezeichnet, im Gegensatze zu jenen zweiblätterigen Gastraeaden und Hydroiden. Dahin gehören z. B. die meisten Schwämme oder Spongien und die Korallen oder Anthozoen. Die Hauptmasse des Körpers besteht bei diesen Thieren aus mesodermalem Stützgewebe oder Fulcrum, und darin eingelagerten Skelet-Gebilden; das entodermale Epithel beschränkt sich auf die Auskleidung des ernährenden Gastrocanal-Systems, das exodermale Epithel auf die Zellendecke der äusseren Oberhaut. Auch bei den Plattenthieren oder Platoden (den Strudelwürmern, Saugwürmern und Bandwürmern) gehört der grösste Theil des Körpers genetisch einem einheitlichen „Mittelblatte" an, welches zwischen den beiden primären Keimblättern der Gastrula sich entwickelt hat.

Alle diese „dreiblätterigen Thiere“ (*Triploblastica*) besitzen, ebenso wie die zweiblätterigen Coelenterien (*Diploblastica*), noch keine Leibeshöhle, d. h. noch keine, von den Hohlräumen des Darmsystems getrennte Körperhöhle; sie werden daher auch als Acoelomia bezeichnet. Alle höheren Thiere hingegen besitzen eine solche echte Leibeshöhle (*Coeloma*) und werden daher *Coelomaria* genannt. Bei diesen allen können wir vier secundäre Keimblätter unterscheiden, die aus den beiden primären hervorgehen: alle diese Coelomarien können daher auch jenen Coelenterien als vierblätterige Metazoen (*Tetrablastica*) gegenübergestellt werden. Dahin gehören alle echten Wurmthiere (*Helminthes* — nach Ausschluss der Platoden), und ferner die höheren typischen Thierstämme, die sich aus diesen entwickelt haben: Weichthiere und Sternthiere, Gliederthiere, Mantelthiere und Wirbelthiere.

Die Leibeshöhle (*Coeloma*) ist demnach eine neue Erwerbung des Thierkörpers, welche phylogenetisch viel jünger ist als das ältere Darmsystem, und welche sowohl in morphologischer als in physiologischer Beziehung die grösste Bedeutung besitzt. Ich habe auf diese fundamentale Bedeutung des Coeloms zuerst 1872 in meiner Monographie der Kalkschwämme hingewiesen, in dem Abschnitte, welcher „die Leibeshöhle und die Darmhöhle der Thiere“ principiell unterscheidet, und welcher sich unmittelbar an „die Keimblätter-Theorie und den Stammbaum des Thierreichs“ anschliesst (die erste Skizze der Gastraea-Theorie, Vol. I, p. 464, 467). Bis dahin hatte man allgemein jene beiden wichtigsten Höhlen des Thierkörpers verwechselt oder doch nicht gehörig geschieden; hauptsächlich deshalb, weil Leuckart, der Begründer der Coelenteraten-Gruppe (1848), diesen niedersten Metazoen keine Darmhöhle, wohl aber eine Leibeshöhle zugesprochen hatte; in der That aber ist das Verhältniss gerade umgekehrt.

Die Darmhöhle, als das ursprüngliche Organ der Ernährung des vielzelligen Thierkörpers, ist das älteste und wichtigste Organ aller Metazoen, und wird als Urdarm mit Urmund bei allen zuerst in der Gastrula angelegt; erst viel später entwickelt sich bei einem Theile der Metazoen zwischen Darmwand und Leibeswand die Leibeshöhle, die den Coelenteraten noch gänzlich fehlt. Inhalt und Bedeutung beider Höhlen sind gänzlich verschieden. Die Darmhöhle (*Enteron*) dient zur Verdauung; sie enthält Wasser und von aussen aufgenommene Nahrungsmittel, sowie den daraus durch Verdauung gewonnenen Speisebrei (Chymus). Die Leibeshöhle (*Coeloma*) hingegen, vom Darm ganz getrennt und nach

aussen abgeschlossen, hat mit der Verdauung nichts zu thun; sie umschliesst den Darm selbst und seine drüsigen Anhänge, und enthält ausserdem die Geschlechts-Producte, sowie eine gewisse Menge Blut oder Lymphe, eine Flüssigkeit, welche durch die Darmwand durchgeschwitzt oder transsudirt ist.

Sobald die Leibeshöhle auftritt, erscheint auch die Darmwand von der umschliessenden Leibeswand getrennt, und beide stehen nur noch an bestimmten Stellen in directem Zusammenhang. Stets lassen sich dann auch verschiedene Gewebeschichten an beiden Wänden unterscheiden, und zwar an jeder mindestens zwei. Diese Gewebeschichten entstehen ursprünglich aus vier verschiedenen einfachen Zellenschichten, und diese letzteren sind die vielbesprochenen

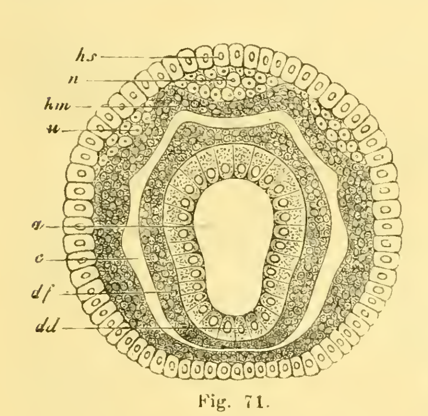


Fig. 71.

Fig. 72.

Fig. 71 und 72. **Schema der vier secundären Keimblätter, Querschnitte durch Metazoen-Keime**; Fig. 71 von einem Anneliden, Fig. 72 von einem Helminthen. *a* Urdarm. *dd* Darmdrüsenblatt. *df* Darmfaserblatt. *c* Leibeshöhle. *hm* Hautfaserblatt. *hs* Hautsinnesblatt. *u* Anlage der Urnieren. *n* Anlage der Nervenplatte

vier secundären Keimblätter. Das äusserste von diesen, das Hautsinnesblatt (Fig. 71, 72 *hs*), und das innerste, das Darmdrüsenblatt (*dd*), bleiben zunächst einfache Epithelien oder Deckschichten; jenes begrenzt die Aussenfläche des Körpers, dieses die Innenfläche der Darmwand; man nennt daher beide auch Grenzblätter oder *Methorien*. Zwischen beiden liegen die zwei Mittelblätter oder *Mesoblasten*, welche die Leibeshöhle einschliessen.

Die vier secundären Keimblätter betheiligen sich bei allen Coelomarien (bei allen mit einer Leibeshöhle versehenen Metazoen) dergestalt am Aufbau des Leibes, dass die beiden äusseren, fest verbunden, die Leibeswand, die beiden inneren hingegen die Darmwand zusammensetzen; beide Wände sind durch den Hohlraum des Coelom getrennt. Jede der beiden Wände wird aus einem Grenzblatte und einem Mittelblatte zusammengesetzt. Während

die beiden Grenzblätter vorzugsweise Epithelien oder Decken-Gewebe sowie Drüsen und Nerven liefern, bilden dagegen die beiden Mittelblätter die Hauptmasse der Faser-Gewebe, Muskeln und Bindesubstanzen. Man hat daher auch diese letzteren als Faserblätter oder Muskelblätter bezeichnet. Das äussere Mittelblatt, welches sich von innen an das Hautsinnesblatt anlegt, ist das Hautfaserblatt; das innere Mittelblatt, welches sich von aussen an das Darmdrüsen-Blatt anschmiegt, ist das Darmfaserblatt. Ersteres wird gewöhnlich kurz als das Parietalblatt, letzteres als das Visceral-Blatt des Mesoderms bezeichnet. Unter den vielen verschiedenen Bezeichnungen, welche für die vier secundären Keimblätter angewendet werden, sind die nachstehenden jetzt die gebräuchlichsten.

1. **Hautsinnesblatt** (Aeusseres Grenzblatt).	I. **Neuralblatt** (*Neuroblast*).	Die beiden secundären Keimblätter der **Leibeswand** (*Somatopleura*): I. epitheliales. II. fibröses.
2. **Hautfaserblatt** (Aeusseres Mittelblatt).	II. **Parietalblatt** (*Myoblast*).	
3. **Darmfaserblatt** (Inneres Mittelblatt).	III. **Visceralblatt** (*Gonoblast*).	Die beiden secundären Keimblätter der **Darmwand** (*Splanchnopleura*): III. fibröses. IV. epitheliales.
4. **Darmdrüsenblatt** (Inneres Grenzblatt).	IV. **Enteralblatt** (*Enteroblast*).	

Der erste Naturforscher, der die vier secundären Keimblätter der höheren Thiere erkannte und scharf unterschied, war Baer. Allerdings wurde er über ihren Ursprung und ihre weitere Bedeutung nicht vollständig klar, und deutete im Einzelnen ihre verschiedene Verwendung nicht richtig. Aber im Grossen und Ganzen entging ihm ihre hohe Bedeutung nicht, und er sprach bereits diejenige Ansicht über die Entstehung der beiden Mittelblätter aus, welche später von der Mehrzahl der Embryologen angenommen wurde, und welche ich auch in den früheren Auflagen der Anthropogenie vertreten habe. Er leitet nämlich jedes Mittelblatt einzeln von einem primären Keimblatt (durch Abspaltung) ab, und sagt: Das äussere oder animale Keimblatt zerfällt in zwei Schichten: eine Hautschicht und eine Fleischschicht; ebenso zerfällt das innere oder vegetative Keimblatt in zwei Schichten: eine Gefässschicht und eine Schleimschicht. Verglichen mit den neueren, jetzt üblichen Benennungen, stellt sich diese Ansicht Baer's in folgendem Schema dar:

A. Die zwei primären Keimblätter (*Blastophylla*).	B. Die vier secundären Keimblätter (*Blastoplattae*).
I. Aeusseres oder animales Keimblatt (Hautblatt oder Exoderm).	1. Hautsinnesblatt (Hautschicht, Baer). Neurales Grenzblatt.
	2. Hautfaserblatt (Fleischschicht, Baer). Parietales Mittelblatt.
II. Inneres oder vegetatives Keimblatt (Darmblatt oder Entoderm).	3. Darmfaserblatt (Gefässschicht, Baer). Viscerales Mittelblatt.
	4. Darmdrüsenblatt (Schleimschicht, Baer). Gastrales Grenzblatt.

Diese Ansicht von Baer, welche im Hinblick auf die physiologische Arbeitstheilung der Keimblätter viel innere Wahrscheinlichkeit für sich hatte, musste später in Folge genauerer Beobachtungen aufgegeben werden. Schon 1850 hatte Remak im ersten Hefte seiner ausgezeichneten „Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbelthiere" die Behauptung aufgestellt, dass in der zweiblättrigen Keimscheibe des frisch gelegten Hühner-Eies (— unserer *Discogastrula* —), wenige Stunden nach der Bebrütung das untere Keimblatt sich in zwei Blätter spalte, ein mittleres Keimblatt und ein Drüsenblatt. Später sollte dann das mittlere Keimblatt oder „Faserblatt" wiederum durch Spaltung in zwei Blätter zerfallen, in ein inneres „Darmfaserblatt" und ein äusseres „Hautfaserblatt". Das Verhältniss dieser „Dreiblätter-Theorie" von Remak zur ursprünglichen „Vierblätter-Theorie" von Baer ergiebt sich aus folgender Uebersicht:

Remak's drei Keimblätter (Dreiblätter-Theorie).		Die vier secundären Keimblätter. (Blastoplatten.)	Die zwei primären Keimblätter von Baer.
Aeusseres oder oberes Blatt	I. Aeusseres (oder oberes) Keimblatt (Sensorielles Blatt)	1. Hautsinnesblatt	Animales Blatt, Exoderm, Hautblatt.
Inneres oder unteres Blatt	II. Mittleres Keimblatt (Motorisch-germinatives Blatt).	2. Hautfaserblatt	
		3. Darmfaserblatt	Vegetatives Blatt, Entoderm, Darmblatt.
	III. Inneres (oder unteres) Keimblatt (Trophisches Blatt).	4. Darmdrüsenblatt	

Die Keimblätter-Theorie von Remak, in deren weiterem Verfolge dieser ausgezeichnete Beobachter zu sehr wichtigen Entdeckungen gelangte, fand bald sehr viel Beifall, um so mehr, als derselbe zuerst die constituirenden Elementar-Theile der Keimblätter

klar erkannte, und durch Anwendung der Zellen-Theorie zuerst der Ontogenie ein histologisches Fundament gab. Die Annahme, dass die secundären Keimblätter aus den primären durch Flächen-Spaltung entstehen — worin Baer und Remak übereinstimmten — wurde auch von solchen Embryologen angenommen, die in anderen Punkten abweichende Anschauungen vertraten, so z. B. von Kölliker, nach welchem „bei den höheren Wirbelthieren das mittlere Keimblatt vom äusseren abstammt". Diese allgemein angenommenen Spaltungs-Theorien begannen erst vor 20 Jahren erschüttert zu werden, nachdem Kowalevsky (1871) gezeigt hatte, dass bei Sagitta (— einem sehr klaren und typischen Gastrulations-Objecte —) die beiden mittleren Keimblätter ebenso wie die beiden Grenzblätter nicht durch Spaltung, sondern durch Faltung entstehen, und zwar durch secundäre Einstülpung des primären inneren Keimblattes. Diese Einstülpung geht vom Urmunde aus, zu dessen beiden Seiten (rechts und links) ein paar Taschen entstehen; indem diese beiden „Coelom-Taschen" oder Säcke sich vom Urdarm abschnüren, entsteht eine paarige Leibeshöhle (Fig. 75).

Dieselbe Art der Coelombildung, wie bei Sagitta, wurde später von Kowalevsky auch bei Brachiopoden und anderen Wirbellosen, sowie beim niedersten Wirbelthiere, dem *Amphioxus*, nachgewiesen; weitere Belege dafür lieferten namentlich zwei englische Embryologen, denen wir bedeutende Fortschritte in der Ontogenie verdanken, E. Ray-Lankester und F. Balfour. Auf Grund dieser und anderer, sowie ausgedehnter eigener Untersuchungen errichteten dann vor zehn Jahren (1881) die Gebrüder Oscar und Richard Hertwig ihre gedankenreiche „Coelom-Theorie, Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes". Um das hohe Verdienst dieser vielfach klärenden und fördernden Theorie richtig zu würdigen, muss man bedenken, welches Chaos von widersprechenden Ansichten und entgegengesetzten Behauptungen damals das „Mesoderm-Problem" oder die vielumstrittene „Frage vom Ursprung des mittleren Keimblattes" bildete. Namentlich hatte hier die wunderliche, von ganz naturwidrigen Voraussetzungen ausgehende „Parablasten-Theorie" des Leipziger Embryologen His eine entsetzliche Verwirrung angerichtet; nicht nur alle möglichen, sondern auch verschiedene unmögliche Ansichten über die Entstehung der secundären Keimblätter, die Entwickelung der Gewebe aus denselben, und den Aufbau des Thierkörpers aus diesen Geweben, wurden damals ernsthaft und mit grosser Entschiedenheit discutirt (vergl. den III. Vortrag S. 54).

In diese grenzenlose Verwirrung brachte die Coelom-Theorie der Gebrüder Hertwig zuerst klares Licht, indem sie hauptsächlich folgende Gesichtspunkte feststellte: 1. Die Leibeshöhle entsteht bei der grossen Mehrzahl der Thiere (insbesondere bei allen Wirbelthieren) in derselben Weise wie bei Sagitta; am Urmunde stülpen sich ein paar Taschen oder Säcke nach innen, zwischen die beiden primären Keimblätter hinein; indem diese beiden Säcke sich vom Urdarm abschnüren, entstehen ein paar Coelom-Taschen (rechte und linke); durch ihre Verschmelzung bildet sich eine einfache Leibeshöhle (Enterocoel). 2. Wenn diese Coelom-Keime nicht als ein paar hohle Taschen, sondern als solide Zellschichten (in Form von „ein paar Mesoderm-Streifen") entstehen (wie es bei den höheren Wirbelthieren geschieht), so liegt eine secundäre (cenogenetische) Abänderung jenes primären (palingenetischen) Verhältnisses vor; die beiden Wände der Taschen (innere und äussere) werden durch die räumliche Ausdehnung des grossen Nahrungsdotters zusammengepresst. 3. Daher besteht das Mesoderm von Anfang an aus zwei genetisch getrennten Schichten, die nicht erst durch Spaltung eines primären einfachen Mittelblattes entstehen (wie man früher nach Remak annahm). 4. Diese beiden Mittelblätter haben bei allen Wirbelthieren und bei der grossen Mehrzahl der wirbellosen Thiere dieselbe fundamentale Bedeutung für den Aufbau des Thierkörpers: das innere Mittelblatt oder das „Visceral-Mesoderm" (Darmfaserblatt) legt sich an das ursprüngliche Entoderm an und bildet den faserigen, muskulösen und bindegewebigen Theil der Darmwand (*Splanchnopleura*); dagegen das äussere Mittelblatt oder das „Parietal-Mesoderm" (Hautfaserblatt) legt sich an das ursprüngliche Exoderm an und bildet den faserigen, muskulösen und bindegewebigen Theil der Leibeswand (*Somatopleura*). 5. Nur an ihrer Ursprungs-Stätte, am Urmunde und seiner Umgebung, hängen alle vier secundären Keimblätter unmittelbar zusammen: von hier breiten sich die paarigen Mittelblätter getrennt nach vorne wachsend zwischen den beiden primären Keimblättern aus, an die sie sich divergirend anlegen. 6. Die weitere Sonderung oder Differenzirung der vier secundären Keimblätter, ihr Zerfall in die verschiedenen Gewebe und Organe findet vorzugsweise im späteren Vordertheile des Keimes, im Kopftheile statt und schreitet von da nach hinten fort, gegen den Urmund hin.

Alle Thiere, bei denen erwiesener Maassen die Leibeshöhle dergestalt aus dem Urdarm entsteht (Wirbelthiere, Mantelthiere,

Sternthiere, Gliederthiere, ein Theil der Wurmthiere), fassten die Gebrüder HERTWIG unter dem Begriff der Enterocoelier zusammen und stellten ihnen als zwei anderen Hauptgruppen die Pseudocoelier und Coelenteraten gegenüber, erstere mit „falscher Leibeshöhle“, letztere überhaupt ohne Leibeshöhle. Zu den Pseudocoeliern rechneten sie die Weichthiere und einen Theil der Wurmthiere (Plathelminthen, Bryozoen und Rotatorien); hier sollte die Leibeshöhle entweder einen Rest der Furchungshöhle darstellen (Blastocoel) oder secundär durch Spaltung oder Lückenbildung in einem soliden Mesoderm entstehen (Schizocoel). Diese principielle Scheidung und die daraus abgeleiteten systematischen Aufstellungen haben sich indessen später nicht haltbar erwiesen. Auch die durchgreifenden Unterschiede in der Gewebebildung, welche die Gebrüder HERTWIG zwischen Enterocoeliern und Pseudocoeliern aufstellten, sind in dieser Ausdehnung nicht vorhanden. Aus diesen und anderen Gründen ist ihre Coelom-Theorie vielfach angegriffen und theilweise aufgegeben worden. Trotzdem hat sie ein grosses und bleibendes Verdienst für die Lösung der schwierigen Mesoderm-Frage, und ein wesentlicher Theil derselben wird sicher bestehen bleiben. Insbesondere halte ich es für ein grosses Verdienst derselben, für alle Wirbelthiere die gleiche Entwickelungs-Weise der beiden Mittelblätter festgestellt und sie als cenogenetische Modificationen auf die ursprüngliche, bei *Amphioxus* noch heute bestehende, palingenetische Entstehungsform zurückgeführt zu haben.

Unter den zahlreichen und trefflichen neueren Arbeiten über die Entstehung und Bedeutung der mittleren Keimblätter ragt eine umfassende Arbeit aus neuester Zeit weit hervor, die gedankenreiche „Theorie des Mesoderms“ von CARL RABL (1889). Dieser ausgezeichnete Prager Anatom, dem die vergleichende Entwickelungs-Geschichte so viele glänzende Arbeiten verdankt, hat in wichtigen Punkten die Coelom-Theorie von HERTWIG bestätigt, in anderen Beziehungen sie berichtigt und ergänzt; ausserdem hat er eine Reihe von neuen fruchtbaren Gedanken in diese fundamentalen Betrachtungen eingeführt. Insbesondere hat RABL gezeigt, wie die verschiedene Körpergrösse und die davon abhängige Zahl der Embryonal-Zellen des Keimlings von grossem Einfluss auf die verschiedene Erscheinungs-Form der Mesoderm-Bildung ist. Die vergleichend-ontogenetischen Untersuchungen von RABL, ebenso wie von HERTWIG, beruhen auf phylogenetischen Grundlagen und gelangen auf diesem unentbehrlichen Wege zu einer naturgemässen

Erklärung der ontogenetischen Thatsachen. Die glänzenden Resultate derselben stehen in schroffem Gegensatze zu den „pseudomechanischen“ Erklärungen von His, welcher die verwickeltsten historischen Processe als einfache physikalische Erscheinungen mathematisch erklären will, in der That aber Nichts erklärt (vergl. hierüber den III. Vortrag, S. 54). Im Gegensatze zu His und Kölliker, welche die phylogenetische Einheit des Wirbelthier-Stammes bestreiten, wird dieselbe durch die Mesoderm-Arbeiten von Rabl und Hertwig auf's Neue klar bewiesen, ebenso wie durch diejenigen von Ray Lankester, Rauber, Kupffer, Rückert, Selenka, Hatschek u. A. Uebereinstimmend geht daraus hervor, dass alle die verschiedenen Formen der Coelom-Bildung, ebenso wie diejenigen der Gastrulation, in dem grossen Thierstamme der Vertebraten einem und demselben, streng erblichen Gesetze folgen; trotz ihrer scheinbaren Verschiedenheit sind alle nur cenogenetische Modificationen eines und desselben palingenetischen Typus, und diesen ursprünglichen Typus hat uns der unschätzbare Amphioxus bis auf den heutigen Tag getreu bewahrt.

Ehe wir nun die maassgebende und leitende Coelomation des Amphioxus näher betrachten, wollen wir noch einen Blick auf diejenige des Pfeilwurms (*Sagitta*) werfen, jenes merkwürdigen pelagischen Wurmthieres, das in so vieler Beziehung für die vergleichende Anatomie und Ontogenie von Interesse ist. Einerseits die völlige Durchsichtigkeit des glashellen Körpers und seines Keimes, andererseits die typische Einfachheit seiner palingenetischen Entwickelungs-Verhältnisse lassen die Sagitta in vieler Hinsicht als ein höchst lehrreiches Paradigma erscheinen. Die Thierklasse der Chaetognathen, welche nur durch die nahe verwandten Gattungen *Sagitta* und *Spadella* vertreten wird, erscheint auch noch in anderer Beziehung als ein höchst merkwürdiger Zweig des formenreichen Würmer-Stammes. Es war daher sehr dankenswerth, dass Oscar Hertwig (1880) in einer sorgfältigen Monographie die lehrreiche Anatomie, Systematik und Entwickelungs-Geschichte der Chaetognathen vollkommen aufklärte.

Die kugelige Keimblase, welche aus dem befruchteten Ei der Sagitta entsteht, verwandelt sich durch unipolare Einstülpung in eine typische Archigastrula, ganz ähnlich, wie ich es von *Monoxenia* beschrieben habe (vergl. den VIII. Vortrag, S. 158, Fig. 29). Diese eiförmige, einaxige Becherlarve (im Querschnitt kreisrund) wird dadurch zweiseitig (oder dreiaxig), dass aus dem Urdarm ein paar Coelom-Taschen hervorwachsen (Fig. 73, 74).

Rechts und links bildet sich eine sackförmige Ausstülpung gegen den Oral-Pol hin (wo später der Dauermund, *m*, entsteht). Beide Säcke sind anfänglich nur durch ein paar Falten des Entoderms getrennt (Fig. 73 *pv*) und hängen noch durch eine weite Mündung mit dem Urdarm zusammen; auch communiciren beide noch kurze Zeit auf der Rückenseite (Fig. 74 *D*). Bald aber schnüren sich beide Coelom-Taschen vollständig von einander und vom Urdarm ab; zugleich erweitern sie sich so bedeutend blasenförmig, dass sie

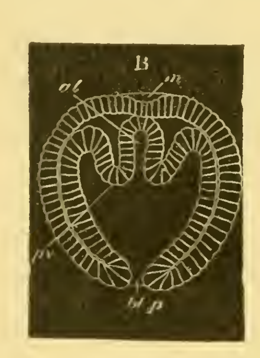


Fig. 73.

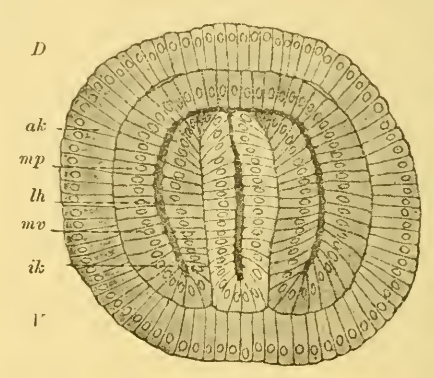


Fig. 74.

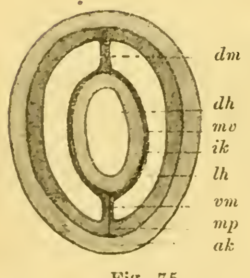


Fig. 75.

Fig. 73. **Coelomula von Sagitta** (Gastrula mit ein paar Coelom-Taschen). Nach Kowalevsky. *blp* Urmund, *al* Urdarm, *pv* Coelom-Falten. *m* Dauermund.

Fig. 74. **Coelomula von Sagitta,** im Querschnitt, nach Hertwig. *D* Rückenseite. *V* Bauchseite. *ik* Inneres Keimblatt. *mv* Visceral-Mesoblast. *lh* Leibeshöhle. *mp* Parietal-Mesoblast. *ak* Aeusseres Keimblatt.

Fig 75. **Querschnitt durch eine junge Sagitta** Nach Hertwig. *dh* Darmhöhle. *ik* und *ak* Inneres und äusseres Grenzblatt; *mv* und *mp* inneres und äusseres Mittelblatt. *lh* Leibeshöhlen. *dm* und *vm* Dorsales und ventrales Mesenterium.

den Urdarm ringsum einschliessen (Fig. 75). In der Mittellinie der Rückenseite und der Bauchseite aber bleiben beide Taschen getrennt, indem hier ihre sich berührenden Wände zu einer dünnen verticalen Scheidewand zusammenwachsen, dem Gekröse oder *Mesenterium* (*dm* und *vm*). Demnach besitzt Sagitta zeitlebens eine doppelte oder paarige Leibeshöhle (Fig 75 *lh*), und der Darm ist sowohl unten als oben durch ein Gekröse an der Leibeswand befestigt, unten durch das Ventral-Mesenterium (*vm*), oben durch das Dorsal-Mesenterium (*dm*). Das innere Blatt der beiden Coelom-Taschen (Visceral-Mesoblast, *mv*) legt sich an das Entoderm (*ik*)

an und bildet mit ihm die Darmwand. Das äussere Blatt derselben hingegen (Parietal-Mesoblast, *mp*) legt sich an das Exoderm (*ak*) an und bildet mit ihm die äussere Leibeswand. Somit liegt hier bei *Sagitta* die ursprüngliche Coelomation der Enterocoelier äusserst klar und einfach vor Augen.

In ähnlicher Weise klar und durchsichtig vollzieht sich nun auch die C o e l o m a t i o n d e s A m p h i o x u s, des niedersten Wirbelthieres, und der ihnen nächstverwandten, wirbellosen Mantelthiere, der Ascidien. Indessen wird bei diesen beiden Thierstämmen, die wir als C h o r d a t h i e r e (*Chordonia*) zusammenfassen können, jener wichtige Process dadurch verwickelter, dass sich gleichzeitig damit noch zwei andere bedeutungsvolle Vorgänge verknüpfen, die

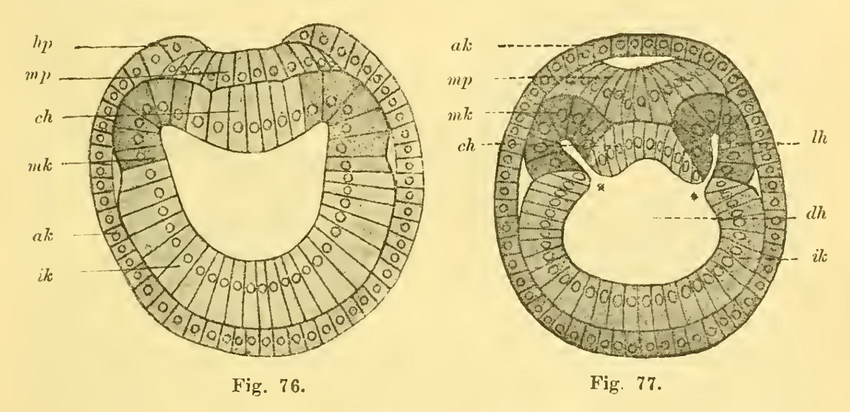


Fig. 76 u. 77. **Querschnitte von Amphioxus-Larven.** Nach HATSCHEK. Fig. 76 im Beginne der Coelom-Bildung (noch ohne Ursegmente), Fig. 77 im Stadium mit vier Ursegmenten, *ak*, *ik*, *mk* äusseres, inneres, mittleres Keimblatt. *hp* Hornplatte. *mp* Markplatte. *ch* Chorda. * und * Anlage der Coelom-Taschen. *lh* Leibeshöhle.

Anlage der C h o r d a aus dem Entoderm, und die Sonderung der M e d u l l a r - P l a t t e oder des Nerven-Centrums aus dem Exoderm. Auch hier hat uns der schädellose Amphioxus die wesentlichsten Erscheinungen in der ursprünglichen Form durch zähe Vererbung getreu bis heute erhalten, während bei allen übrigen Vertebraten (den Schädelthieren) dieselben durch embryonale Anpassung mehr oder weniger abgeändert sind. Wir müssen daher auch hier wieder die palingenetischen Keimungs-Verhältnisse des Lanzetthierchens vollständig kennen, ehe wir die cenogenetischen Keimungs-Formen der Cranioten betrachten.

Die C o e l o m a t i o n d e s A m p h i o x u s, welche erst KOWALEVSKY vor 24 Jahren entdeckte, ist später durch die äusserst

sorgfältigen Beobachtungen von HATSCHEK (1881) ganz genau erforscht worden. Danach bilden sich zunächst an der bilateralen, früher von uns betrachteten Gastrula (Fig. 38, 39, S. 167, 168) drei parallele Längsfalten, eine unpaare, exodermale Falte in der Mittellinie der Rückenfläche, und zwei paarige entodermale Falten zu beiden Seiten der ersteren. Die breite Exoderm-Falte, welche zuerst in der Mittellinie der abgeplatteten Rückenfläche auftritt und eine seichte Längsrinne bildet, ist die Anlage des centralen Nerven-Systems, des Medullarrohrs; das primäre äussere Keimblatt zerfällt dadurch in zwei Theile, die mediane Markplatte oder Medullarplatte (Fig. 78 *mp*) und die Hornplatte (*ak*), die Anlage der äusseren

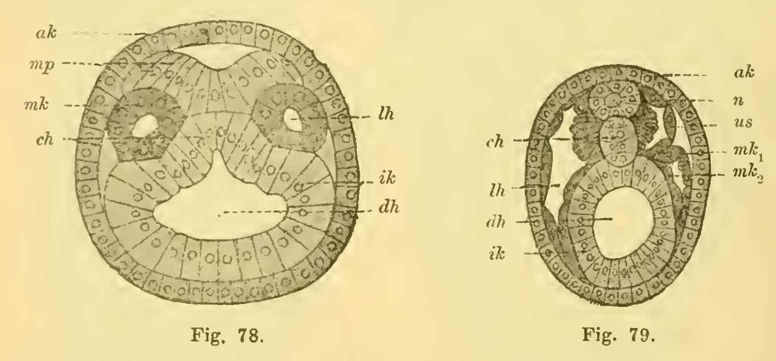


Fig. 78. Fig. 79.

Fig. 78 u 79. **Querschnitte von Amphioxus-Keimen.** Fig. 78 im Stadium mit fünf Somiten, Fig. 79 im Stadium mit elf Somiten. Nach HATSCHEK. *ak* Aeusseres Keimblatt, *mp* Medullar-Platte, *n* Nervenrohr. *ik* Inneres Keimblatt. *dh* Darmhöhle. *lh* Leibeshöhle. *mk* Mittleres Keimblatt (mk_1 parietales, mk_2 viscerales), *us* Ursegment, *ch* Chorda.

Oberhaut oder Epidermis. Indem die beiden parallelen Ränder der concaven Markplatte sich gegeneinander krümmen und unterhalb der Hornplatte verwachsen, entsteht ein cylindrisches Rohr, das Markrohr oder Medullar-Rohr (Fig. 79 *n*); dieses schnürt sich bald vollständig von der Hornplatte ab. Zu beiden Seiten des Markrohrs, zwischen ihm und dem Darmrohr (Fig. 76—79 *dh*) wachsen aus der Rückenwand des letzteren die beiden parallelen Längsfalten hervor, welche die paarigen Coelom-Säcke bilden (Fig. 77 u. 78 *lh*). Dieser Theil des Entoderms, welcher also die erste Grundlage des mittleren Keimblattes bildet, ist in Fig. 76—79 dunkler gezeichnet als der übrige Theil des inneren Keimblattes. Die Stellen der mesodermalen Faltung sind in Fig. 76 und 77 mit Sternchen bezeichnet (* *). Indem an diesen Stellen die basalen Ränder der ausgestülpten Falten verwachsen, entstehen geschlossene Taschen (Fig. 78 im Querschnitt). Der hinterste Theil der beiden parallelen

Mesoderm-Falten stösst ursprünglich an den Rand des Urmundes an, und steht hier in Verbindung mit den beiden grossen „Urmesoderm-Zellen oder Promesoblasten", die wir früher betrachtet haben (Fig. 39 *p*). Die Keim-Anlagen, welche aus diesen letzteren entstehen, kann man mit RABL als peristomalen Mesoblast bezeichnen, im Gegensatze zu den Anlagen der ersteren, des gastralen Mesoblasten.

Während dieser bedeutungsvollen Vorgänge wird bereits zwischen beiden Coelom-Taschen die Anlage eines dritten hochwichtigen Organes vorbereitet, der Chorda oder des Axenstabes. Diese ursprüngliche Grundlage des Skelettes, ein solider cylindrischer Knorpelstab, entsteht in der Mittellinie der dorsalen Urdarm-Wand, aus dem entodermalen Zellenstreifen, welcher hier zwischen beiden Cölom-Säcken übrig bleibt (Fig. 76—79 *ch*). Auch die Chorda erscheint zunächst in Gestalt einer flachen Längsfalte oder einer seichten Rinne (Fig. 77, 78); erst nach ihrer Abschnürung vom Urdarm nimmt sie die Gestalt eines soliden cylindrischen Stranges an (Fig. 79). Man könnte also auch sagen, dass die Rückenwand des Urdarms in dieser wichtigen Periode drei parallele Längsfalten bildet: eine unpaare und zwei paarige. Die unpaare mediane Längsfalte wird zur Chorda und liegt unmittelbar unter der medianen Längsrinne des Exoderms, die zum Medullar-Rohr wird; die beiden paarigen Längsfalten, rechte und linke, liegen seitlich zwischen der ersteren und letzteren, und werden zu den Coelom-Taschen. Der Theil des Urdarms, welcher nach Abschnürung dieser drei dorsalen Primitiv-Organe übrig bleibt, ist der Dauerdarm (Enteron oder Mesodaeum); sein Entoderm ist das „Darmdrüsenblatt" oder Enteral-Blatt (Enteroblast).

Den Keim-Zustand des Wirbelthier-Organismus, welchen die Amphioxus-Larve in dieser Periode (Fig. 80, 81, in der dritten Entwickelungs-Periode nach HATSCHEK) uns vor Augen führt, nenne ich Chordula oder Chorda-Larve. (*Cordula* oder *Cordyla* nannten STRABO und PLINIUS junge Fischlarven.) Ich schreibe ihm die grösste phylogenetische Bedeutung zu, da er bei allen Chordonien (Tunicaten sowohl als Vertebraten), in der gleichen wesentlichen Zusammensetzung wiederkehrt. Obwohl die Ausbildung des grossen Nahrungsdotters die Form der Chordula bei den höheren Wirbelthieren stark abändert, bleibt doch ihre wesentliche Zusammensetzung überall dieselbe. Immer liegt auf der Rückenseite des zweiseitigen, wurmähnlichen Körpers das Nervenrohr (*m*), auf der Bauchseite das Darmrohr (*d*), zwischen beiden, in

der Längsaxe die Chorda (*ch*) und zu beiden Seiten die paarigen Coelom-Taschen (*c*). Ueberall entstehen diese Primitiv-Organe in gleicher Weise aus den Keimblättern, und überall gehen aus ihnen

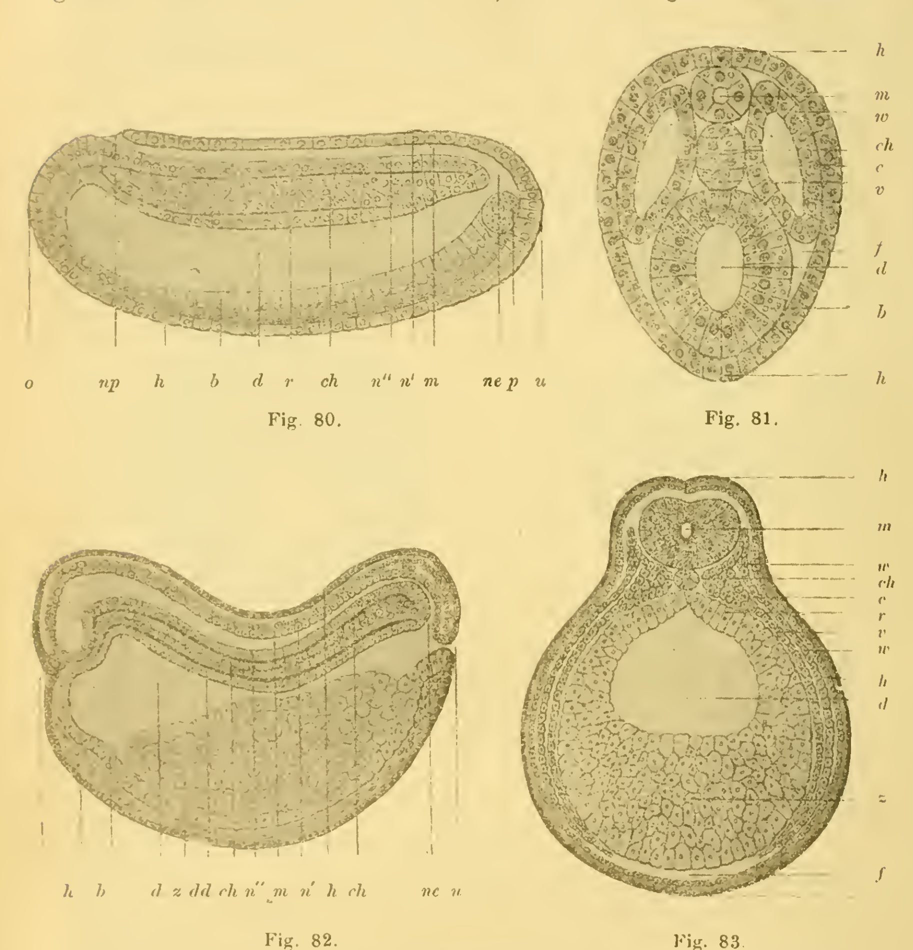


Fig. 80. Fig. 81.

Fig. 82. Fig. 83.

Fig. 80 und 81. **Chordula des Amphioxus.** Fig. 80 Medianer Längsschnitt (Ansicht von der linken Seite), Fig. 81 Querschnitt. Nach HATSCHEK. In Fig. 80 sind die Coelomtaschen weggelassen, um die Chorda deutlich zu zeigen. Fig. 81 ist etwas schematisch. *h* Hornplatte, *m* Markrohr, *n* dessen Wand (*n'* dorsale, *n''* ventrale), *ch* Chorda, *np* Neuroporus, *ne* Canalis neurentericus. *d* Darmhöhle. *r* Darm-Rückenwand. *b* Darm-Bauchwand. *z* Dotterzellen in letzterer. *u* Urmund. *o* Mundgrube. *p* Promesoblasten (Urzellen oder Polzellen des Mesoderms). *w* Parietalblatt, *v* Visceralblatt des Mesoderms. *c* Coelom. *f* Rest der Furchungshöhle.

Fig. 82 und 83. **Chordula der Amphibien** (der Unke). Nach GOETTE. Fig. 82 Medianer Längsschnitt (Ansicht von der linken Seite). Fig. 83 Querschnitt (etwas schematisch) Buchstaben wie in Fig. 80 und 81.

dieselben Organe des entwickelten Chorda-Thieres hervor. Wir dürfen daraus nach den Vererbungs-Gesetzen der Descendenz-Theorie den phylogenetischen Schluss ziehen, dass alle diese Chordonien (Mantelthiere und Wirbelthiere) von einer uralten gemeinsamen Stammform abstammen, die wir *Chordaea* nennen können. Diese längst ausgestorbene Chordaea würden wir, wenn wir sie heute noch lebend vor uns hätten, als eine besondere Klasse von ungegliederten Wurmthieren ansehen (*Chordaria*). Besonders bemerkenswerth ist dabei, dass weder das dorsale Nervenrohr, noch das ventrale Darmrohr, noch auch die zwischen beiden gelegene Chorda eine Spur von Gliederung oder Metameren-Bildung zeigt; auch die beiden Coelom-Säcke sind anfänglich nicht segmentirt, (obwohl dieselben beim Amphioxus schon frühzeitig durch Querfalten in eine Reihe von Somiten zerfallen). Diese ontogenetischen Thatsachen sind von grösster Bedeutung für die Erkenntniss jener Ahnen-Formen der Wirbelthiere, die wir in der Gruppe der ungegliederten Wurmthiere oder Helminthen zu suchen haben. Die Coelom-Taschen waren bei diesen uralten Chordarien wahrscheinlich Geschlechtsdrüsen.

Phylogenetisch betrachtet, sind die Coelom-Taschen jedenfalls älter als die Chorda; denn sie entwickeln sich in gleicher Weise, wie bei den Chordonien, auch bei einer Anzahl von Wirbellosen, die keine Chorda besitzen (so z. B. *Sagitta*, Fig. 73 bis 75). Auch tritt beim Amphioxus die erste Anlage der Chorda später auf als diejenige der Coelom-Säcke. Wir dürfen daher zwischen der Gastrula und der Chordula nach dem biogenetischen Grundgesetze noch eine besondere Zwischenform annehmen, die wir *Coelomula* nennen wollen, ein ungegliederter, wurmartiger Körper mit Urdarm, Urmund und paariger Leibeshöhle, aber noch ohne Chorda. Auch diese Keimform, die bilaterale Coelomula (Fig. 78), kann als die ontogenetische (durch Vererbung erhaltene) Wiederholung einer uralten Stammform der Coelomarien angesehen werden, der Coelomaea (vergl. den XX. Vortrag).

Während die beiden Coelom-Taschen (— vermuthlich die Gonaden oder Geschlechtsdrüsen der Coelomaea —) bei *Sagitta* und anderen Helminthen durch eine vollständige mediane Scheidewand getrennt bleiben, durch das dorsale und ventrale Mesenterium (Fig. 75 *dm* und *vm*, S. 228), bleibt dagegen bei den Wirbelthieren nur der obere Theil dieser verticalen Scheidewand erhalten und bildet das dorsale Mesenterium. Dieses „Gekröse“ erscheint später als eine dünne Membran, welche das Darmrohr an der Chorda

(oder an der Wirbelsäule) befestigt. Auf der unteren Seite des Darmrohres dagegen fliessen die beiden Coelom-Säcke zusammen, indem ihre inneren oder medialen Wände verschmelzen und durchbrochen werden. Die Leibeshöhle bildet dann einen einzigen einfachen Hohlraum, in welchem der Darm ganz frei liegt, nur durch das Gekröse an der Rückenwand aufgehängt (Vergl. Taf. IV, Fig. 5).

Die Entwickelung der Leibeshöhle und die Gestaltung der *Chordula* bei den höheren Wirbelthieren wird, ebenso wie diejenige ihrer *Gastrula*, hauptsächlich dadurch abgeändert, dass der mächtige Nahrungsdotter die Keim-Anlage zusammenpresst und ihren Rückentheil zu scheibenförmiger Ausbreitung zwingt. Diese cenogenetischen Veränderungen sind anscheinend so bedeutend, dass man bis vor zehn Jahren ganz irrthümliche Anschauungen über jene wichtigen Vorgänge festhielt. Fast allgemein glaubte man, dass die Leibeshöhle des Menschen und der höheren Wirbelthiere durch Spaltung eines einfachen Mittelblattes entstehe, und dass dieses letztere durch Abspaltung aus einem oder aus beiden primären Keimblättern hervorgehe. Erst durch die vergleichend-ontogenetischen Untersuchungen der Gebrüder Hertwig wurde auch hier der richtige Weg gefunden. Sie zeigten in ihrer Coelom-Theorie (1881), dass alle Wirbelthiere echte Enterocoelier sind, und dass überall ein paar Coelom-Taschen aus dem Urdarm durch Faltung entstehen. Die cenogenetischen *Chordula*-Formen der Schädelthiere müssen daher in ähnlicher Weise aus der palingenetischen Keimform des Amphioxus abgeleitet werden, wie ich das früher für ihre *Gastrula*-Formen nachgewiesen hatte.

Der Hauptunterschied in der Coelomation der Acranier (*Amphioxus*) und der übrigen Wirbelthiere (Cranioten) besteht darin, dass die paarigen Coelom-Ausstülpungen des Urdarms bei den ersteren von Anfang an als hohle, mit Flüssigkeit gefüllte Bläschen auftreten, bei den letzteren hingegen als leere Taschen, deren beide Blätter (inneres und äusseres) an einander liegen. Im gewöhnlichen Leben pflegt man eine Rocktasche immer „Tasche“ zu nennen, gleichviel ob sie voll oder leer ist. Anders in der Ontogenie, in deren Litteratur überhaupt die gewöhnliche Logik des gesunden Menschen-Verstandes nur schwer zur Geltung gelangt. Hier wird in vielen Lehrbüchern und umfangreichen Abhandlungen der Beweis geführt, dass Blasen, Taschen oder Säcke nur dann ihren Namen verdienen, wenn sie aufgebläht und mit klarer Flüssigkeit gefüllt sind. Wenn das nicht der Fall ist (z. B. wenn der Urdarm der Gastrula mit Dotter erfüllt, oder wenn die

Wände der leeren Coelom-Taschen an einander gedrückt sind), dann sollen jene Blasen keine Hohlräume mehr sein, sondern „solide Anlagen".

Die Entwickelung des mächtigen Nahrungsdotters in der Bauchwand des Urdarms (Fig. 82, 83) ist die einfache cenogenetische Ursache, welche die sackförmigen „Coelom-Taschen" der Acranier in die blattförmigen „Coelom-Streifen" der Cranioten verwandelte. Um uns davon zu überzeugen, brauchen wir bloss mit HERTWIG die palingenetische Coelomula des *Amphioxus* (Fig. 77, 78) mit der entsprechenden cenogenetischen Keimform der Amphibien (Fig. 86—88) zu vergleichen, und das einfache Schema zu construiren, welches Beide verknüpft (Fig. 84, 85).

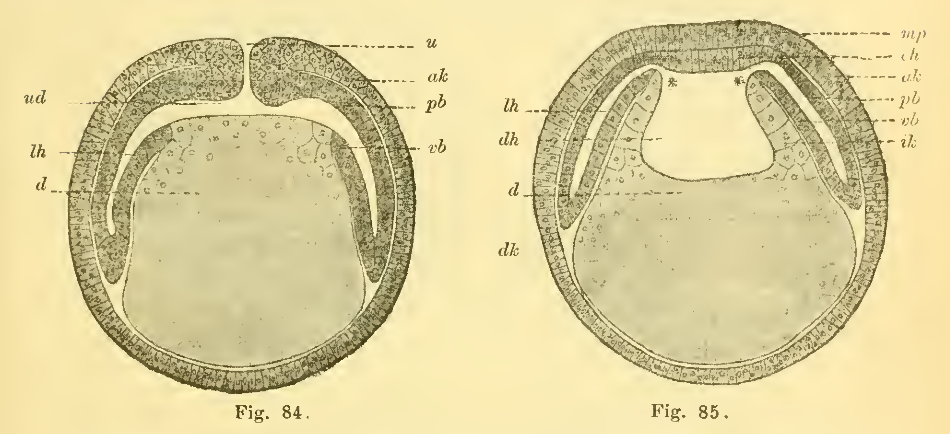


Fig. 84. Fig. 85.

Fig. 84 und 85. Schematische Querschnitte durch Coelomula-Keime von Wirbelthieren. Nach HERTWIG. Fig. 84 Querschnitt durch den Urmund. Fig. 85 Querschnitt vor dem Urmund. *u* Urmund, *ud* Urdarm, *d* Dotter, *dk* Dotterkerne, *dh* Darmhöhle, *lh* Leibeshöhle, *mp* Medullar-Platte, *ch* Chorda-Platte, *ak*, *ik* äusseres und inneres Keimblatt, *pb* parietaler, *vb* visceraler Mesoblast.

Denken wir uns in dem Amphioxus-Keim (Fig. 76—81) die ventrale Hälfte der Urdarm-Wand durch Ansammlung von Nahrungsdotter ausgedehnt, so müssen dadurch die bläschenförmigen Coelom-Taschen (*lh*) zusammengedrückt und genöthigt werden, sich in Gestalt dünner Doppelplatten zwischen Darmwand und Leibeswand auszubreiten (Fig. 83, 84); diese Ausbreitung geschieht sowohl in der Richtung nach unten als nach vorn. In unmittelbarem Zusammenhang stehen sie mit diesen beiden Wänden nicht. Der wirkliche ununterbrochene Zusammenhang der beiden Mittelblätter mit den primären Keimblättern findet sich nur ganz hinten, in der Umgebung des Urmundes (Fig. 84 *u*). An dieser bedeutungsvollen Stelle befindet sich sich ja die Keimungsquelle („*Blastocrene*") oder „Wachsthums-

Zone", von welcher die Coelomation (ebenso wie die Gastrulation) ursprünglich ihren Ausgang nimmt.

An den Coelomula-Keimen des Wasser-Salamanders (*Triton*) ist es HERTWIG gelungen, zwischen den ersten Anlagen der beiden Mittelblätter selbst noch die Reste der Leibeshohlräume nachzuweisen, welche in der schematischen Uebergangs-Form (Fig. 84, 85) vorausgesetzt wurden. Sowohl auf Querschnitten durch den Urmund selbst (Fig. 86) als vor demselben (Fig. 87), weichen die beiden Mittelblätter (*pb* und *vb*) streckenweise aus einander, und lassen die paarigen Leibeshöhlen als schmale Spalträume erkennen. Am

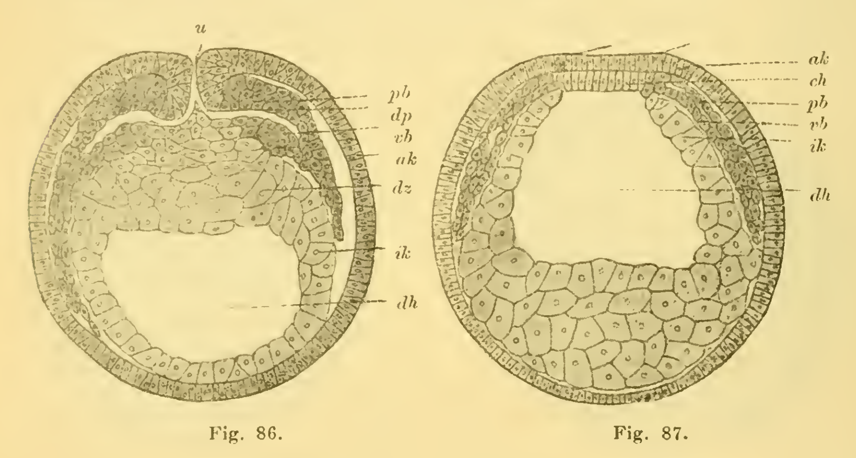


Fig. 86. Fig. 87.

Fig. 86 und 87. **Querschnitte durch Coelomula-Keime von Triton.** Nach HERTWIG. Fig. 86 Querschnitt durch den Urmund; Fig. 87 Querschnitt vor dem Urmund. *u* Urmund, *dh* Darmhöhle, *dz* Dotterzellen, *dp* Dotterpfropf, *ak*, *ik* äusseres und inneres Keimblatt; *pb* parietales, *vb* viscerales Mittelblatt. *ch* Chorda.

Urmunde selbst (Fig. 87 *u*) kann man durch diesen von aussen in sie hineingelangen. Nur hier am Urmundrande ist der unmittelbare Uebergang der beiden Mittelblätter in die beiden Grenzblätter oder primären Keimblätter nachweisbar.

Auch die Anlage der Chorda zeigt bei diesen Coelomula-Keimen der Amphibien (Fig. 88) genau dieselben Verhältnisse wie beim Amphioxus (Fig. 76—79). Sie entsteht aus dem entodermalen Zellenstreifen, welcher die mediane Rückenlinie des Urdarmes bildet und den Raum zwischen den beiden flachen Coelom-Taschen einnimmt (Fig. 88 *A*). Während sich hier in der Mittellinie des Rückens das Nervencentrum anlegt und als „Medullar-Rohr" vom Exoderm abschnürt, erfolgt gleichzeitig, unmittelbar darunter, die Abschnürung der Chorda vom Entoderm (Fig. 88 *A*, *B*, *C*). Unterhalb der

Chorda bildet sich (aus der ventralen Entoderm-Hälfte der Gastrula) der Dauerdarm oder die bleibende Darmhöhle (*Enteron*) (Fig. 88 *B, dh*). Das geschieht dadurch, dass die beiden dorsalen, ursprünglich durch die Chorda-Platte (Fig. 88 *A, ch*) getrennten Seitenränder des Darm-Drüsenblattes (*ik*) unterhalb der Chorda in der Mittellinie zusammenwachsen und nunmehr für sich allein die Auskleidung der

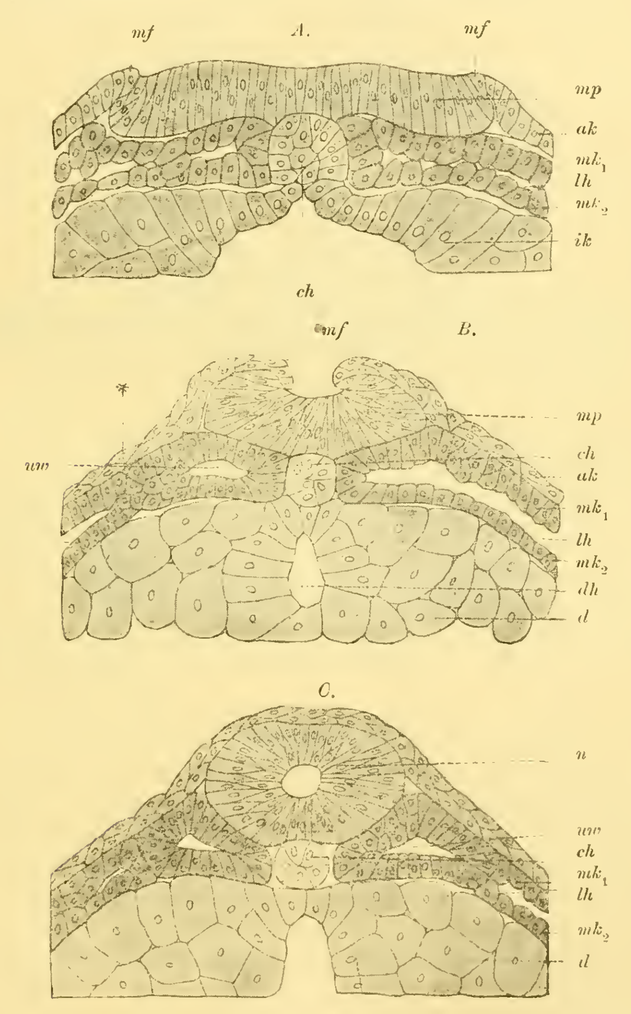


Fig. 88 *A*, *B*, *C*. **Querschnitte durch den Rückentheil von drei Triton-Keimen.** Nach Hertwig. In Fig. *A* beginnen die Medullar-Wülste (die parallelen Ränder der Markplatte) sich zu erheben; in Fig. *B* wachsen sie gegen einander; in Fig. *C* sind sie vereinigt und bilden das Medullar-Rohr, *mp* Medullar-Platte, *mf* Medullar-Falten, *n* Nervenrohr, *ch* Chorda, *lh* Leibeshöhle, mk_1, mk_2 parietaler und visceraler Mesoblast, *uw* Ursegmenthöhlen, *ak* Exoderm, *ik* Entoderm, *dz* Dotterzellen, *dh* Darmhöhle.

Darmhöhle (*dh*) bilden (Enteroderm, Fig. 88 *C*). Alle diese wichtigen Veränderungen vollziehen sich zuerst vorn im Kopftheile des Keimes, und schreiten von da nach hinten fort; hier am hinteren Ende bildet die Umgebung des Urmundes, der bedeutungsvolle Urmundrand (das *Properistoma*) noch lange die Keimungsquelle (*Blastocrene*), oder die Neubildungszone für weitere Entwickelung.

Man braucht nur aufmerksam die vorstehenden Figuren (82—88) vergleichend zu betrachten, um sich zu überzeugen, dass in der That die cenogenetische Coelomation der Amphibien von der palingenetischen Form der Acranier (Fig. 76—81) direct sich ableiten lässt. Mit Recht konnte daher Hertwig auf Grund jener Vergleichung den folgenden wichtigen Satz aufstellen: „Schluss des bleibenden Darms an der Rückenseite, Abschnürung der beiden Leibessäcke vom inneren Keimblatt und Entstehung der Chorda dorsalis sind somit bei den Amphibien wie beim Amphioxus Processe, die auf das Innigste in einander greifen. Auch hier beginnt die Abschnürung der genannten Theile am Kopfende des Embryo und schreitet langsam nach hinten fort, wo noch lange Zeit eine Neubildungs-Zone bestehen bleibt, durch deren Vermittlung das Längenwachsthum des Körpers bewirkt wird.“

Derselbe Satz gilt nun aber auch für die Amnioten, die drei höheren Wirbelthier-Klassen, obgleich hier durch die colossale Ausbildung des Nahrungsdotters und die entsprechend stärkere Abplattung der Keimscheibe die Vorgänge der Coelomation noch mehr abgeändert und viel schwieriger zu erkennen sind. Da jedoch die ganze Gruppe der Amnioten erst in verhältnissmässig später Zeit aus der Klasse der Amphibien sich entwickelt hat, muss auch die Coelombildung der ersteren von derjenigen der letzteren direct abzuleiten sein. In der That ist das auch der Fall; selbst schon aus älteren, ganz objectiven Darstellungen lässt sich errathen, dass auch hier die wesentlichen Verhältnisse dieselben bleiben. So bildete Kölliker schon vor dreissig Jahren, in der ersten Auflage seiner „Entwickelungsgeschichte des Menschen“ (1861, S. 47) einige Querschnitte des Hühner-Keimes ab, deren Verhältnisse sich ohne weiteres auf die vorher geschilderten zurückführen und im Sinne von Hertwig's Coelom-Theorie deuten lassen. Ein Querschnitt durch den Keim des bebrüteten Hühner-Eies gegen Ende des ersten Brüte-Tages zeigt in der Mittellinie der Rückenfläche eine breite exodermale Medullarrinne (Fig. 89 *Rf*), unterhalb deren Mitte die Chorda (*ch*) und zu beiden Seiten derselben ein paar breite Mesoderm-Blätter (*sp*). Diese enthalten einen engen Spaltraum (*uwh*), der nichts

Anderes ist als die Anlage der Leibeshöhle. Die beiden Blätter, welche diese einschliessen, das obere Parietal-Blatt (*hpl*) und das untere Visceral-Blatt (*df*), sind nach aussen hin auf einander gepresst, aber deutlich unterscheidbar. Noch klarer wird dies etwas später, wenn die Medullar-Furche bereits zum Nervenrohr geschlossen ist (Fig. 90 *mr*). Durch eine Längsfalte ist hier das Mesoderm

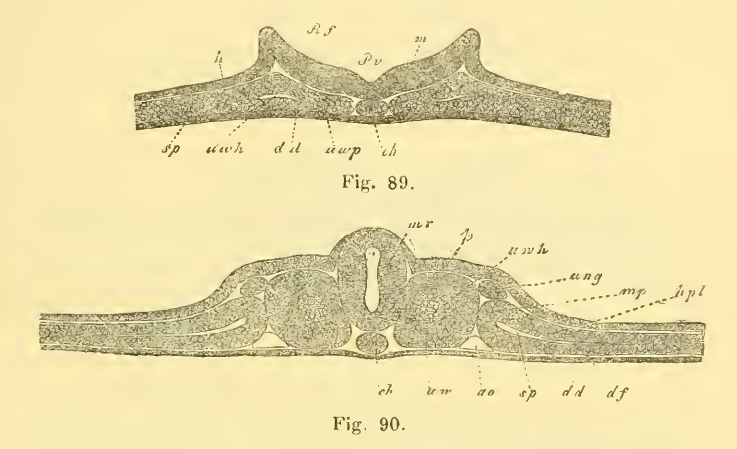


Fig. 89.

Fig. 90.

Fig. 89. **Querschnitt durch den Coelomula-Keim des Vogels** (von einem Hühner-Ei am Ende des ersten Tages der Bebrütung). Nach Kölliker. *h* Hornplatte (Exoderm), *m* Medullarplatte, *Rf* Rückenfalten derselben, *Pv* Markfurche, *ch* Chorda, *uwp* medialer (innerer) Theil der Mittelblätter (Medial-Rand der Coelom-Taschen), *sp* lateraler (äusserer) Theil derselben oder Seitenplatten, *uwh* Anlage der Leibeshöhlen, *dd* Darmdrüsenblatt.

Fig. 90. **Querschnitt durch den Vertebrella-Keim des Vogels** (von einem Hühner-Ei am zweiten Brütetage). Nach Kölliker. *h* Hornplatte, *mr* Medullar-Rohr, *ch* Chorda, *uw* Ursegmente, *uwh* Ursegment-Höhle (medialer Coelom-Rest), *sp* Laterale Coelom-Spalte, *hpl* Hautfaserblatt, *df* Darmfaserblatt, *ung* Urnieren-Gang, *ao* Primitive Aorten. *dd* Darmdrüsenblatt.

bereits in zwei Abschnitte jederseits zerfallen, eine innere (mediale) Ursegment-Platte (*uw*) und eine äussere (laterale) Seitenplatte; sowohl in der ersteren (*uwh*) als in der letzteren (*mp*) ist der enge Coelom-Spalt sichtbar. Derselbe erweitert sich später zur secundären Leibeshöhle, indem das parietale Hautfaserblatt (*hpl*) und das viscerale Darmfaserblatt (*df*) auseinander weichen.

Von besonderer Wichtigkeit ist dabei die Thatsache, dass die vier secundären Keimblätter auch hier bereits scharf geschieden und leicht von einander zu trennen sind. Nur in einem ganz beschränkten Bezirke hängen dieselben eng zusammen und gehen thatsächlich in einander über; und das ist der Bezirk des Urmundes, welcher bei den Amnioten zu einer dorsalen Längsspalte, der Primitivrinne, ausgezogen ist. Die beiden seitlichen

Lippenränder derselben bilden den Primitivstreif, der schon längst als die wichtigste Keimungsquelle und der Ausgangspunkt weiterer Processe erkannt ist (die „Axenplatte" von REMAK). Querschnitte durch diesen „Primitiv-Streif" (Fig. 91 und 92) zeigen uns, dass schon sehr frühzeitig (bei der Discogastrula des Hühnchens schon wenige Stunden nach der Bebrütung) die beiden primären Keimblätter im Primitiv-Streif (*x*) verwachsen, und dass von dieser verdickten Axenplatte aus (*y*) die beiden Mittelblätter rechts und links zwischen die ersteren hineinwachsen. Die beiden Lamellen

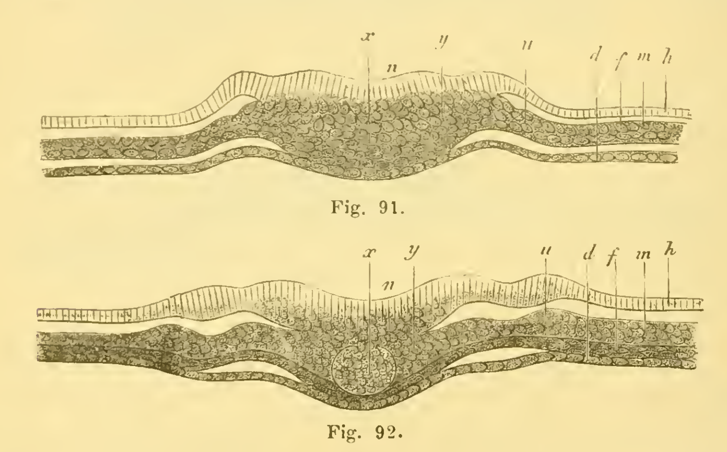


Fig. 91.

Fig. 92.

Fig. 91 und 92. **Querschnitt durch den Primitiv-Streif (Urmund) des Hühnchens**; Fig. 91 wenige Stunden nach Beginn der Bebrütung, Fig. 92 etwas später (nach WALDEYER). *h* Hornplatte, *n* Nervenplatte, *m* Hautfaserblatt, *f* Darmfaserblatt, *d* Darmdrüsenblatt, *y* Primitivstreif oder Axenplatte, in welcher alle vier Keimblätter zusammenhängen, *x* Anlage der Chorda. *u* Gegend der späteren Urnieren-Anlage.

der Coelomblätter, das parietale Hautfaserblatt (*m*) und das viscerale Darmfaserblatt (*f*) erscheinen noch dicht aufeinander gepresst, und weichen erst später auseinander, um die Leibeshöhle zu bilden. Zwischen den inneren (medialen) Rändern der beiden platten Coelom-Taschen liegt die Chorda (Fig. 92 *x*), welche auch hier aus der Mittellinie der Rückenwand des Urdarms hervorgeht.

Ganz ebenso wie die Coelomation der Vögel und Reptilien verhält sich auch diejenige der Säugethiere. Das ist von vornherein zu erwarten, da ja auch die eigenthümliche Gastrulation der Säugethiere phylogenetisch aus derjenigen der Reptilien hervorgegangen ist. Hier wie dort entsteht aus dem gefurchten Ei eine *Discogastrula stenostoma*, eine zweiblättrige Keimscheibe mit engem, hinterem Urmund oder Primitiv-Streif (vergl. oben S. 203). Auch hier stehen die beiden primären Keimblätter nur in der Aus-

dehnung des Primitiv-Streifs (an der Invaginations-Stelle der Blastula) in unmittelbarem Zusammenhang (Fig. 93 *pr*), und von dieser Stelle aus (vom Properistom oder Urmundrande) wachsen rechts und links die beiden Mittelblätter (*mk*) zwischen die ersteren hinein. An der schönen Abbildung, welche VAN BENEDEN von der Coelomula des Kaninchens gegeben hat (Fig. 93), kann man zugleich sehr deutlich sehen, dass jedes der vier secundären Keimblätter bloss aus einer einzigen Zellenschicht besteht.

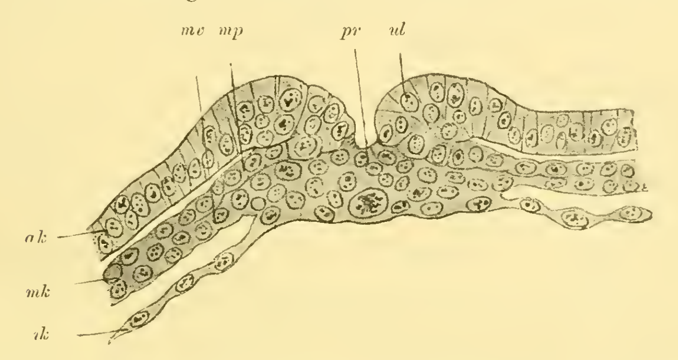


Fig. 93. **Querschnitt durch die Primitivrinne (oder den Urmund) eines Kaninchens**, nach VAN BENEDEN. *pr* Urmund, *ul* Urmund-Lippen (Primitiv-Falten), *ak* und *ik* äusseres und inneres Keimblatt, *mk* mittleres Keimblatt, *mp* Parietal-Blatt, *mv* Visceral-Blatt des Mesoblasten.

Als eine Thatsache, welche für unsere Anthropogenie die grösste Bedeutung und ein hohes allgemeines Interesse besitzt, müssen wir schliesslich hervorheben, dass auch die vierblättrige Coelomula des Menschen ganz dieselbe Bildung wie diejenige des Kaninchens

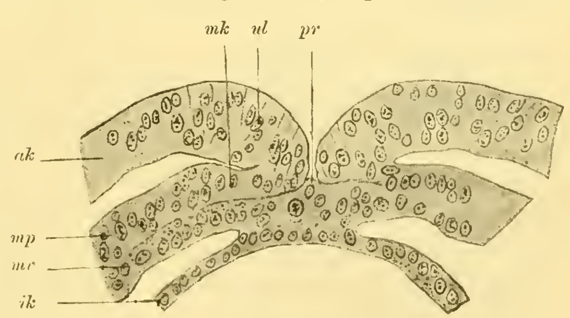


Fig. 94. **Querschnitt durch den Urmund (od. die Primitivrinne) eines Menschen** (im Coelomula-Stadium). Nach Graf SPEE. Buchstaben wie in Fig. 93.

(Fig. 93) besitzt. Ein Querschnitt, welchen Graf SPEE durch den Primitivstreif einer sehr jungen menschlichen Keimscheibe geliefert hat (Fig. 94), zeigt uns ganz deutlich, dass auch hier die vier secundären Keimblätter nur im Primitiv-Streifen untrennbar zu-

sammenhängen, und dass auch hier die plattgedrückten paarigen Coelomtaschen (*mk*) rechts und links vom Urmunde (*pr*) zwischen das äussere (*ak*) und das innere Keimblatt (*ik*) centrifugal hineinwachsen. Auch hier besteht das mittlere Keimblatt von Anfang an aus zwei getrennten Zellenschichten, aus dem parietalen (*mp*) und dem visceralen Mesoblasten (*mv*).

Durch diese übereinstimmenden Ergebnisse der besten neueren Untersuchungen (die noch durch zahlreiche einzelne Beobachtungen vieler, hier nicht erwähnter Forscher bestätigt werden) ist die Einheit des Wirbelthier-Stammes auch in der Coelomation, ebenso wie in der Gastrulation, erwiesen. Hier wie dort erscheint der unschätzbare Amphioxus — der einzige lebende Ueberrest der Acranier — als das ursprüngliche reine Urbild, welches diese wichtigsten Keimungs-Vorgänge uns in palingenetischer Form durch zähe Vererbung bis heute getreu conservirt hat. Aus diesem primären Bildungs-Typus lassen sich alle die verschiedenen Keimungs-Formen der übrigen Wirbelthiere, der Cranioten, durch secundäre Abänderungen cenogenetisch ableiten. Die von mir behauptete allgemeine Entstehung der Gastrula durch Einstülpung der Blastula ist nunmehr für alle Wirbelthiere klar erwiesen; in gleicher Weise aber auch die von HERTWIG behauptete Entstehung der mittleren Keimblätter durch Einstülpung von ein paar Coelomtaschen, die vom Urmundrande ausgehen. Wie die Gastraea-Theorie die Entstehung und die Homologie der zwei primären Keimblätter, so erklärt die Coelom-Theorie diejenige der vier secundären Keimblätter. Immer ist die Ursprungs-Stätte derselben das „Properistoma“, der ursprüngliche Urmund-Rand der Gastrula, an welchem die beiden primären Keimblätter unmittelbar in einander übergehen.

Ausserdem ist aber die *Coelomula* desshalb höchst wichtig, weil unmittelbar daraus die *Chordula* hervorgeht, die ontogenetische Wiederholung jener uralten, typischen, ungegliederten Helminthen-Form, welche zwischen dorsalem Nervenrohr und ventralem Darmrohr eine axiale Chorda besitzt. Diese bedeutungsvolle Chordula (Fig. 80—83) liefert uns einen werthvollen Stützpunkt für unsere Phylogenie; denn sie bezeichnet das wichtige Moment unserer Stammesgeschichte, in welchem sich der Stamm der Chordonien (Mantelthiere und Wirbelthiere) von den divergirenden übrigen Stämmen der Metazoen (Gliederthieren, Sternthieren, Weichthieren) für immer trennte.

Sechste Tabelle.

Uebersicht über die verschiedenen Gastrulations-Formen der Wirbelthiere.

Klassen oder Hauptgruppen der Wirbelthiere.	Eier und Nahrungsdotter.	Besondere Form der Gastrula.	Urmund, Prostoma (= Gastrula-Mund, = Blastoporus).
I. **Acrania** (Amphioxus) Schädellose.	Eier der Schädellosen klein, holoblastisch, ohne selbstständigen Nahrungsdotter.	**Leptogastrula bilateralis.** Urdarm leer. Entoderm eine einfache Zellenschicht.	Urmund eng, kreisrund, am Vegetal-Pol der Hauptaxe; Dorsal-Lippe oben, Ventral-Lippe unten (am Hinterende).
II. **Cyclostoma** (Petromyzon) Pricken.	Eier der Pricken klein, holoblastisch, mit gefurchtem Nahrungsdotter.	**Amphigastrula cyclostoma.** Urdarm gefüllt mit gefurchtem Nahrungsdotter.	Urmund eng, kreisrund, am Vegetal-Pol der Hauptaxe. Dorsal-Lippe oben, Ventral-Lippe unten.
III. **Pisces** (Selachii, Ganoides partim, Teleostei) Fische.	Eier der meisten Fische meroblastisch, mit mehr oder weniger grossem, ungefurchtem Nahrungsdotter.	**Discogastrula eurystoma.** Urdarm gefüllt mit ungefurchtem Nahrungsdotter, meistens mit Dottersack.	Urmund sehr weit, kreisrund, vom ganzen Umfang der Keimscheibe gebildet. Dorsal-Lippe hinten, Ventral-Lippe vorn.
IV. **Ganoides** (partim) (Accipenseriden oder Störe).	Eier der Störe (Chondroganoiden) klein, holoblastisch, mit rückgebildetem, gefurchtem Nahrungsdotter.	**Amphigastrula eurystoma.** Urdarm gefüllt mit gefurchtem Nahrungsdotter.	Urmund weit, vom Aequator der Eikugel gebildet. Dorsal-Lippe hinten, Ventral-Lippe vorn.
V. **Amphibia** (geschwänzte Salamander und schwanzlose Frösche).	Eier der Amphibien klein, holoblastisch, mit rückgebildetem, gefurchtem Nahrungsdotter.	**Amphigastrula stenostoma.** Urdarm in der Bauchwand mit Dotterdrüse	Urmund eng, mit Dotterpfropf am Aboral-Pol. Dorsal-Lippe oben, Ventral-Lippe unten.
VI. **Amniota meroblasta** (Reptilia, Aves, Monotrema).	Eier der meroblastischen Amnioten sehr gross, mit voluminösem, ungefurchtem Nahrungsdotter.	**Discogastrula stenostoma.** Urdarm-Wand mit grossem, bauchständigem Dottersack.	Urmund eng, spaltförmig, als „Primitivrinne" oder Primitivstreif erscheinend. Dorsal-Lippe vorn, Ventral-Lippe hinten.
VII. **Didelphia** (Marsupialia) Beutelthiere.	Eier der Beutelthiere klein. Nahrungsdotter verflüssigt. Die vier ersten Blastomeren gleich.	**Epigastrula didelphium** Urdarm-Wand mit kleiner Dotterblase (Nabelblase).	Urmund sehr eng, als Primitivrinne auftretend, spaltförmig.
VIII. **Placentalia** Placental-Thiere oder Choriata (Zottenhaut-Thiere)	Eier der Placental-thiere klein. Nahrungsdotter verflüssigt. Die zwei ersten Blastomeren ungleich.	**Epigastrula monodelphium.** Urdarm-Wand mit kleiner Dotterblase (Nabelblase).	Urmund sehr eng, als Primitivrinne auftretend, spaltförmig.

Siebente Tabelle.

Uebersicht über die Namen der Keimblätter. Schichtenbau.
(Synonyme der vier secundären Keimblätter).

<table>
<tr><td>I. Exoderma.
Aeusseres Keimblatt.
Epiblast.
Ectoblastus</td><td colspan="2">II. Mesoderma.
Mittleres Keimblatt.
Mesoblast.
Mesoblastus</td><td>III. Entoderma
Inneres Keimblatt.
Hypoblast.
Endoblastus</td></tr>
<tr><td>Sensorisches
Blatt.
(Empfindungs-
Schicht).
Ectoblast.</td><td colspan="2">Motorisch-germinatives
Blatt
(Bewegungs-Schicht und Zeugungs-
Schicht).
Mesoblast und Mesenchym.</td><td>Trophisches
Blatt
(Ernährungs-
Schicht).
Entoblast</td></tr>
<tr><td>Sinnesblatt.
Neuralblatt
Aeusseres Grenzblatt.
Methorium externum.
Animales
Deckenblatt.</td><td>Muskelblatt.
Parietal-Blatt.
Aeusseres Mittelblatt.
Fibrosum externum.
Animales
Faserblatt.</td><td>Gefässblatt.
Visceralblatt.
Inneres Mittelblatt.
Fibrosum internum.
Vegetales
Faserblatt.</td><td>Schleimblatt.
Enteralblatt
Inneres Grenzblatt.
Methorium internum.
Vegetales
Deckeublatt.</td></tr>
<tr><td>Neuroblast
Lamina
neurodermalis
Hautsinnes-
blatt.
Ectoblast
(Haupt-Producte:
Sinneszellen
und Nerven;
Oberhaut).</td><td>Myoblast
Lamina
inodermalis.
Hautfaser-
blatt
Dermoblast
(Haupt-Producte:
Muskelzellen
und Skelet;
Lederhaut).</td><td>Gonoblast
Lamina
inogastralis.
Darmfaser-
blatt.
Angioblast
(Haupt-Producte:
Geschlechts-
zellen und
Blutgefässe;
Gefässhaut).</td><td>Enteroblast
Lamina
endogastralis.
Darmdrüsen-
blatt.
Endoblast
(Haupt-Producte:
Drüsenzellen
und Darm-Epithel;
Schleimhaut)</td></tr>
<tr><td>Hautschicht.
Epidermis.</td><td>Fleischschicht.
Myodermis.</td><td>Gefässschicht.
Haemodermis.</td><td>Schleimschicht.
Gastrodermis.</td></tr>
<tr><td colspan="2">Leibeswand
Somatopleura
Animales Doppelblatt.</td><td colspan="2">Darmwand
Splanchnopleura.
Vegetales Doppelblatt.</td></tr>
</table>

Achte Tabelle.

Uebersicht über die vier Hauptgruppen der Metazoen, welche nach der Zahl der Keimblätter unterschieden werden können.

Keimgruppe.	Keimblätter.	Keimform.	Thierklassen.
I. Einblättrige Thiere. **Monoblastica** (ohne Urdarm).	1. **Blastoderma** (Keimhaut).	**Blastula.** Blasenlarve (mit Keimhöhle oder Blastocoel).	Blastaeaden (Volvocina, Catallacta, Magosphaera).
II. Zweiblättrige Thiere. **Diploblastica** (mit Urdarm).	1. **Exoderma** (Ectoblastus). 2. **Entoderma** (Endoblastus).	**Gastrula.** Becherlarve (mit Urdarmhöhle und Urmund; Progaster und Prostoma).	Gastraeaden (Physemaria, Olynthus, Hydra. Die niederen Coelenterien).
III. Dreiblättrige Thiere. **Triploblastica** (mit Darmhöhle — Gastrocanal-System, stets ohne After — ohne Leibeshöhle).	1. **Exoderma** Hautblatt. 2. **Mesoderma** (in Form von Mesenchym) Mittelblatt. 3. **Entoderma** Darmblatt.	**Mesomula.** Massenlarve oder Embryo mit massivem Mesenchym zwischen den beiden primären Keimblättern.	Die meisten Coelenterien: (Spongien, Acraspeden, Korallen, Ctenophoren, Platoden). Niederste Coelomarien.
IV. Vierblättrige Thiere. **Tetrablastica** (mit Darmhöhle und mit Leibesbeshöhle; meistens mit After und mit Blutgefässen).	1. **Neuralblatt** Hautsinnesblatt Neuroblast. 2. **Parietalblatt** Hautfaserblatt Myoblast. 3. **Visceralblatt** Darmfaserblatt Gonoblast. 4. **Enteralblatt** Darmdrüsenblatt Enteroblast.	**Coelomula.** Taschenlarve oder Embryo mit Darmhöhle und Leibeshöhle. Darmwand aus den beiden inneren Blättern (Darmblättern) gebildet, Leibeswand aus den beiden äusseren (Hautblättern).	Die meisten Coelomarien: Helminthes (grosse Mehrzahl). Mollusca, Echinoderma, Articulata, (Annelides, Crustacea, Tracheata). Tunicata, Vertebrata (Acrania, Craniota).

Neunte Tabelle.

Uebersicht über die sechs Fundamental-Organe (A) und die drei Körperhöhlen (B) der Chordula, und ihre Entstehung aus den Keimblättern.

A. Die Fundamental-Organe der Chordula.

I. und II. Die beiden Grenzblätter oder primären Keimblätter	Sonderung der vier secundären Keimblätter.	Embryonal-Platten.	Fundamental-Organe.
I. Primitiv-Organe des äusseren oder oberen Keimblattes: **Exoderm** oder Ectoblast (Animales Blatt) Epiblast.	1. Oberhaut der Chordula (= Exoderm der Gastrula).	1. Ceratoblast. Hornplatte (Decken-Ectoblast).	1. **Epidermis.** Oberhaut (und ihre Anhänge).
	2. Dorsaler Median-Theil der Oberhaut.	2. Neuroblast. Markplatte (Nervenplatte) Nerven-Ectoblast.	2. **Medullar-Rohr.** Nerven-Centrum (Gehirn und Rückenmark) und peripheres Nervensystem.
II. Primitiv-Organe des inneren oder unteren Keimblattes: **Entoderm** oder Endoblast (Vegetales Blatt) Hypoblast.	3. Median-Theil der Rückenwand des Urdarms.	3. Chordablast (Chorda-Platte) (Axen-Endoblast).	3. **Chorda dorsalis** (Axenstab) Skelet-Axe.
	4. und 5. Die beiden Blätter der Coelom-Taschen (Aeussere und innere Lamelle). Paarige Seitentheile der Rückenwand des Urdarms.	4. Parietal-Mesoblast (Aeusseres Blatt der Coelom-Taschen). Lederplatte.	4. **Hautfaser-Blatt** (Aeusseres Mittelblatt) Musculöses Faserblatt der Leibeswand.
		5. Visceral-Mesoblast (Inneres Blatt der Coelom-Taschen). Gefässplatte.	5. **Darmfaser-Blatt** (Inneres Mittelblatt). Musculöses Faserblatt der Darmwand.
	6. Bauchwand des Urdarms.	6. Enteroblast (Decken-Endoblast). (Darm-Endoblast.)	6. **Darmdrüsen-Blatt.** Enteroderm (Epithelien des Darmrohrs und der Darmdrüsen).

B. Primäre Höhlen im Leibe der Chordula.

I. **Animale Höhle.**	Wand gebildet von Exoderm-Epithelien.	1. Unpaares Nervenrohr.	1. Höhle des Nervenrohrs. **Medullar-Canal.**
II. **Vegetale Höhlen.**	Wände gebildet von Entoderm-Epithelien.	2a. und 2b. Paarige Coelom-Taschen.	2a und 2b. Rechte und linke Leibeshöhle **Coeloma.**
		3. Unpaares Darmrohr	3 Höhle des Dauerdarms. **Gastrocoel**

Elfter Vortrag.

Die Wirbelthier-Natur des Menschen.

„Erkenne Dich selbst! Das ist der Quell aller Weisheit, sagten grosse Denker der Vorzeit, und man grub den Satz mit goldenen Buchstaben in die Tempel der Götter. Sich selbst zu erkennen, erklärte Linné für den wesentlichsten unbestreitbaren Vorzug des Menschen vor allen übrigen Geschöpfen. In der That weiss ich keine Untersuchung, welche des freien und denkenden Menschen würdiger wäre, als die Erforschung seiner selbst. Denn fragen wir uns nach dem Zwecke unseres Daseins, so werden wir ihn unmöglich ausser uns setzen können. Für uns selbst sind wir da!"

KARL ERNST BAER (1824).

Stammes-Einheit der Wirbelthiere. Wesentlicher Charakter der Vertebraten-Structur. Amphioxus und Prospondylus, Urwirbelthiere. Chorda als centrales Axen-Skelet. Animaler Rückenleib mit Nervenrohr. Vegetaler Bauchleib mit Darmrohr. Kopfhälfte mit Gehirn und Kiemendarm. Rumpfhälfte mit Rückenmark und Leberdarm.

Inhalt des elften Vortrages.

Die Bundesgenossenschaft der vergleichenden Anatomie und Ontogenie. Stellung des Menschen im zoologischen System. Die Typen oder Stämme des Thierreichs. Die phylogenetischen Beziehungen der zwölf Thierstämme. Protozoen und Metazoen. Coelenterien und Coelomarien. Die Einheit des Wirbelthierstammes, mit Inbegriff des Menschen. Wesentliche Charakter-Züge der Vertebraten. Amphioxus und das hypothetische Urwirbelthier (Prospondylus). Scheidung des einfachen bilateralen Körpers in Kopf und Rumpf. Axenstab oder Chorda. Die Antimeren oder symmetrischen Körperhälften. Medullar-Rohr oder Nervenrohr (Gehirn und Rückenmark). Drei Paar Sinnesorgane (Nasen, Augen, Ohren). Chordascheide (Perichorda). Musculatur. Lederhaut. Oberhaut. Leibeshöhle. Darmcanal. Kiemendarm in der Kopfhälfte; Leberdarm in der Rumpfhälfte. Kiemen und Lungen. Magen und Dünndarm. Leber. Blutgefässe und Herz. Vornieren (Pronephridien). Segmentale Geschlechts-Organe (Gonaden). Metamerie oder Gliederung der Wirbelthiere.

Litteratur:

Johannes Müller, 1833. *Handbuch der Physiologie des Menschen.* (*IV. Aufl.* 1844.)

Derselbe, 1835—1843. *Vergleichende Anatomie der Myxinoiden.*

Carl Gegenbaur, 1874. *Grundriss der vergleichenden Anatomie.* (*II. Aufl.* 1878.)

Thomas Huxley, 1863. *Die Stellung des Menschen in der Natur.*

Derselbe, 1873. *Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere.*

Carl Gegenbaur, 1883. *Lehrbuch der Anatomie des Menschen.* (*IV. Aufl.* 1890.)

Robert Wiedersheim, 1884. *Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere.* (*II. Aufl.* 1888.)

Derselbe, 1887. *Der Bau des Menschen als Zeugniss für seine Vergangenheit.*

XI.

Meine Herren!

Auf dem labyrinthisch verschlungenen Wege unserer individuellen Entwickelungsgeschichte haben wir jetzt bereits mehrere feste Stützpunkte durch die Erkenntniss jener bedeutungsvollen Keimformen gewonnen, die wir als Cytula, Morula, Blastula, Gastrula, Coelomula, Chordula unterschieden haben. Vor uns liegt aber nunmehr die schwierige Aufgabe, die complicirte Gestalt des menschlichen Körpers mit allen seinen verschiedenen Theilen, Organen, Gliedern u. s. w. aus der Gestalt der einfachen Chordula abzuleiten. Die Entstehung dieser vierblättrigen Keimform aus der zweiblättrigen Gastrula haben wir bereits früher betrachtet. Die beiden primären Keimblätter, welche den ganzen Körper der Gastrula bilden, und die beiden, zwischen ihnen entwickelten Mittelblätter der Coelomula sind die vier einfachen Zellschichten oder Epithelien, aus denen allein sich die verwickelte Gestalt des ausgebildeten menschlichen und thierischen Körpers aufbaut. Die Erkenntniss dieses Aufbaues ist so schwierig, dass wir uns zunächst nach einer Bundesgenossin umsehen wollen, die uns über viele Hindernisse hinweghelfen wird.

Diese mächtige Bundesgenossin ist die Wissenschaft der vergleichenden Anatomie. Sie hat die Aufgabe, durch Vergleichung der ausgebildeten Körperformen bei den verschiedenen Thiergruppen die allgemeinen Gesetze der Organisation zu erkennen, nach denen der Thierkörper sich aufbaut; zugleich soll sie durch kritische Abschätzung des Unterschiedsgrades zwischen den verschiedenen Thierklassen und den grösseren Thiergruppen die systematischen Verwandtschafts - Verhältnisse derselben feststellen. Während man früher diese Aufgabe in einem teleologischen Sinne auffasste und in der thatsächlich bestehenden zweckmässigen Organisation der Thiere nach einem vorbedachten „Bauplane“ des Schöpfers suchte, hat sich neuerdings durch Feststellung der De-

scendenz-Theorie die vergleichende Anatomie viel mehr vertieft; ihre philosophische Aufgabe hat sich dahin gesteigert, die Verschiedenheit der organischen Formen durch die Anpassung, ihre Aehnlichkeit durch die Vererbung zu erklären. Zugleich soll sie in der stufenweise verschiedenen Form-Verwandtschaft den verschiedenen Grad der Bluts-Verwandtschaft zu erkennen, und den Stammbaum des Thierreiches annähernd zu ergründen suchen. Die vergleichende Anatomie ist hierdurch in die innigste Verbindung einerseits mit der vergleichenden Ontogenie, anderseits mit der Systematik der organischen Körper getreten.

Wenn wir nun fragen, welche Stellung der Mensch unter den übrigen Organismen nach den neuesten Errungenschaften der vergleichenden Anatomie und Systematik einnimmt, wie sich die Stellung des Menschen im zoologischen Systeme durch Vergleichung der entwickelten Körperformen gestaltet, so erhalten wir darauf eine ganz bestimmte und bedeutungsvolle Antwort; und diese Antwort giebt uns für das Verständniss der embryonalen Entwickelung und für ihre phylogenetische Deutung ausserordentlich wichtige Aufschlüsse. Seit Cuvier und Baer, seit den gewaltigen Fortschritten, welche durch diese beiden grossen Zoologen in den ersten Decennien unseres Jahrhunderts herbeigeführt wurden, ist die Ansicht zu allgemeiner Geltung gelangt, dass das ganze Thierreich in eine geringe Anzahl von grossen Hauptabtheilungen oder Typen zerfällt. Typen nennt man sie, weil ein gewisser typischer oder charakteristischer Körperbau innerhalb jeder dieser Abtheilungen sich constant erhält. Neuerdings, nachdem wir auf diese berühmte Typenlehre die Descendenz-Theorie angewendet haben, sind wir zur Erkenntniss gelangt, dass dieser gemeinsame „Typus" die Folge der Vererbung ist; alle Thiere eines Typus stehen in dem Verhältnisse unmittelbarer Blutsverwandtschaft zu einander, sind Glieder eines Stammes und können von je einer gemeinsamen Stammform abgeleitet werden. Cuvier und Baer nahmen vier solche Typen an: die Wirbelthiere (*Vertebrata*), Gliederthiere (*Articulata*), Weichthiere (*Mollusca*) und Strahlthiere (*Radiata*). Die drei ersten von diesen vier alten Typen bestehen auch noch heute und können als natürliche phylogenetische Einheiten, als Stämme oder Phylen, im Sinne der Descendenz-Theorie aufgefasst werden. Ganz anders steht es mit dem vierten Typus, den Strahlthieren. Diese Radiaten, im Anfange unseres Jahrhunderts noch sehr wenig bekannt, bildeten damals die Rumpelkammer, in welcher man alle niederen, nicht zu jenen drei ersten Typen gehörigen Thiere zusammenwarf. Als man

sie dann im Laufe der letzten sechzig Jahre genauer kennen lernte, ergab sich, dass darunter mindestens vier bis acht verschiedene Typen unterschieden werden müssen. Somit ist die Gesammtzahl der thierischen Stämme oder Phylen jetzt auf acht bis zwölf gestiegen (vergl. den XX. Vortrag).

Diese zwölf Stämme des Thierreichs sind nun aber keineswegs coordinirte, von einander unabhängige Typen, sondern stehen in bestimmten, theilweise subordinirten Beziehungen zu einander und haben eine sehr verschiedene phylogenetische Bedeutung. Sie dürfen daher nicht einfach in einer Reihe hinter einander aufgeführt werden, wie bis vor zwanzig Jahren fast allgemein geschah und auch heute noch in vielen Lehrbüchern geschieht. Vielmehr müssen dieselben in drei subordinirte Hauptgruppen von ganz verschiedenem Werthe zusammengefasst und die einzelnen Stämme nach denjenigen Principien phylogenetisch geordnet werden, welche ich zuerst 1872 in meiner Monographie der Kalkschwämme (I, S. 465) aufgestellt und sodann in den „Studien zur Gastraea-Theorie“ weiter ausgeführt habe. Demnach haben wir zuerst die einzelligen Urthiere (*Protozoa*) von den vielzelligen Darmthieren (*Metazoa*) zu trennen; nur diese letzteren, nicht jene ersteren, zeigen die wichtigen Vorgänge der Eifurchung und Gastrulation; nur die Metazoen besitzen einen Urdarm, bilden Keimblätter und Gewebe.

Die Metazoen, die Gewebthiere oder Darmthiere, zerfallen dann wieder in zwei Hauptabtheilungen, je nachdem sich zwischen den beiden primären Keimblättern eine Leibeshöhle entwickelt oder nicht; wir können diese beiden Hauptgruppen als Niederthiere (*Coelenteria*) und Oberthiere (*Coelomaria*) unterscheiden; erstere werden auch oft *Zoophyta* oder *Coelenterata* genannt, letztere *Bilateria* oder *Bilaterata*. Diese Unterscheidung ist um so wichtiger, als die Niederthiere (ohne Coelom) niemals Blut und Blutgefässe besitzen; auch fehlt ihnen stets der After. Die Oberthiere hingegen (mit Leibeshöhle) besitzen meistens auch einen After, sowie Blut und Blutgefässe. Zu den Niederthieren oder Coelenterien gehören vier Stämme: die *Histonagi* (die ältesten Metazoen, Blastaeaden und Gastraeaden), die Schwämme (*Spongiae*), die Nesselthiere (*Cnidaria*) und die Plattenthiere (*Platodes*). Hingegen können wir unter den Oberthieren oder Coelomarien nicht weniger als sechs Stämme unterscheiden; unter diesen bilden die tiefstehenden Wurmthiere (*Helminthes*) die gemeinsame (von den Platoden abgeleitete) Stammgruppe, aus welcher sich die fünf übrigen, typischen Stämme der Coelomarien entwickelt haben: die ungegliederten Weichthiere

(*Mollusca*), die fünfstrahligen Sternthiere (*Echinoderma*), die Gliederthiere (*Articulata*), die Mantelthiere (*Tunicata*) und die Wirbelthiere (*Vertebrata*).

Der Mensch ist seinem ganzen Körperbau nach ein echtes Wirbelthier, und entwickelt sich aus dem befruchteten Ei genau in derselben charakteristischen Weise, wie alle übrigen Vertebraten. Ueber diese fundamentale Thatsache kann gegenwärtig nicht der mindeste Zweifel mehr bestehen, und ebensowenig darüber, dass alle Wirbelthiere eine natürliche phylogenetische Einheit bilden, einen einzigen Stamm. Denn sämmtliche Glieder dieses Stammes, vom Amphioxus und den Cyclostomen bis zu den Affen und Menschen hinauf, besitzen dieselbe charakteristische Lagerung, Verbindung und Entwickelung der Central-Organe, und entstehen in gleicher Weise aus der gemeinsamen Keimform der Chordula. Ohne nun hier auf die schwierige Frage von der Herkunft dieses Stammes einzugehen, müssen wir doch jetzt schon die wichtige Thatsache feststellen, dass der Vertebraten-Stamm zu sechs von den elf übrigen Stämmen in gar keiner directen verwandtschaftlichen Beziehung steht; diese sechs entfernteren Phylen sind die Infusorien, Spongien, Cnidarien, Mollusken, Articulaten und Echinodermen. Dagegen bestehen wichtige, und zum Theil nähere phylogenetische Beziehungen zu den fünf übrigen Stämmen: zu den Rhizopoden (durch die Amoeben), zu den Histonagen (durch die Blastula und Gastrula), zu den Platoden und Helminthen (durch die Coelomula), sowie zu den Tunicaten (durch die Chordula).

In welcher Weise diese phylogenetischen Beziehungen bei dem gegenwärtigen Zustande unserer Kenntnisse zu deuten sind, und welche Stellung demnach die Wirbelthiere im Stammbaum des Thierreichs einnehmen, das werden wir später zu untersuchen haben (im XX. Vortrage). Gegenwärtig wird es unsere nächste Aufgabe sein, die Wirbelthier-Natur des Menschen noch schärfer in's Auge zu fassen und vor Allem die wesentlichen Eigenthümlichkeiten der Organisation hervorzuheben, durch welche sich der Vertebraten-Stamm von den elf übrigen Stämmen des Thierreichs durchgreifend unterscheidet. Erst durch diese vergleichend-anatomischen Betrachtungen werden wir in den Stand gesetzt, uns auf dem schwierigen Wege unserer Keimesgeschichte zurecht zu finden. Denn die Entwickelung selbst der einfachsten und niedrigsten Wirbelthiere aus jener einfachen Chordula (Fig. 80—83) ist immerhin ein so verwickelter und schwer zu verfolgender Vorgang,

dass man nothwendig die Grundzüge der Organisation des ausgebildeten Wirbelthieres bereits kennen muss, um den Gang seiner Entwickelung zu begreifen. Ebenso nothwendig ist es aber auch, dass wir uns bei dieser übersichtlichen anatomischen Charakteristik des Wirbelthier-Organismus nur an die wesentlichen Thatsachen halten, und alle unwesentlichen bei Seite lassen. Wenn ich Ihnen demnach jetzt zunächst eine ideale anatomische Darstellung von der Grundgestalt des Wirbelthieres und seiner inneren Organisation entwerfe, so lasse ich alle untergeordneten Eigenschaften bei Seite und beschränke mich nur auf die wichtigsten Charakter-Züge.

Allerdings wird Ihnen da wahrscheinlich Vieles als sehr „wesentlich" erscheinen, was im Lichte der vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte nur von untergeordneter, secundärer Bedeutung, oder selbst ganz unwesentlich ist. Unwesentlich in diesem Sinne sind z. B. Schädel und Wirbelsäule, unwesentlich sind ferner die Extremitäten oder Gliedmaassen. Freilich besitzen diese Körpertheile eine sehr hohe physiologische Bedeutung: ja sogar die höchste! Aber für den morphologischen Begriff des Wirbelthieres sind sie deshalb unwesentlich, weil sie nur den höheren Wirbelthieren zukommen, den niederen aber fehlen. Die niedersten Wirbelthiere haben weder Schädel und Wirbel, noch besitzen sie Extremitäten oder Gliedmaassen. Auch der menschliche Embryo durchläuft ein Stadium, in welchem er ebenfalls noch keinen Schädel und keine Wirbel besitzt, in welchem der Rumpf noch vollständig einfach erscheint, in welchem von Gliedmaassen, von Armen und Beinen noch keine Spur vorhanden ist. In diesem Stadium der Entwickelung gleicht der Mensch und jedes andere höhere Wirbelthier wesentlich derjenigen einfachsten Vertebraten-Form, welche nur noch ein einziges, gegenwärtig lebendes Wirbelthier zeitlebens bewahrt. Dieses einzige niederste Wirbelthier, das die allergrösste Beachtung verdient, nächst dem Menschen unzweifelhaft das interessanteste aller Wirbelthiere, ist das berühmte, schon mehrfach von uns betrachtete Lanzetthierchen oder der Amphioxus (Taf. X und XI). Da wir dasselbe später (im XVI. und XVII. Vortrage) genau untersuchen werden, will ich hier nur ein paar vorläufige Bemerkungen darüber vorausschicken.

Der Amphioxus lebt im Sande des Meeres vergraben, erreicht eine Länge von 5—7 Centimeter und hat in vollkommen ausgebildetem Zustande die Gestalt eines ganz einfachen länglich-lanzetförmigen Blattes. Desshalb wurde er Lanzetthierchen genannt. Der schmale Körper ist von beiden Seiten zusammengedrückt, nach

vorn und hinten fast gleichmässig zugespitzt, ohne jede Spur von äusseren Anhängen, ohne Gliederung des Körpers in Kopf, Hals, Brust, Unterleib u. s. w. Seine ganze Gestalt ist so einfach, dass sein erster Entdecker es für eine nackte Schnecke erklärte. Erst viel später, vor einem halben Jahrhundert, wurde das merkwürdige kleine Wesen genauer untersucht, und nun stellte sich heraus, dass dasselbe ein wahres Wirbelthier ist. Neuere Untersuchungen haben gezeigt, dass dasselbe die grösste Bedeutung für die vergleichende Anatomie und Ontogenie der Vertebraten, also auch für die Phylogenie des Menschen besitzt. Denn der Amphioxus verräth uns das wichtige Geheimniss des Ursprungs der Wirbelthiere aus den wirbellosen Wurmthieren, und schliesst sich in seiner Entwickelung und seinem Körperbau unmittelbar an gewisse niedere Mantelthiere, an die Ascidien an.

Wenn wir nun durch den Körper dieses Amphioxus mehrere Schnitte legen, erstens senkrechte Längsschnitte durch den ganzen Körper in der Richtung von vorn nach hinten, und zweitens senkrechte Querschnitte durch denselben von rechts nach links, so bekommen wir anatomische Bilder, die für uns sehr lehrreich sind. (Vergl. Fig. 95—99 und Taf. X und XI.) Sie entsprechen nämlich im Wesentlichen dem Ideale, welches wir uns durch Abstraction mit Hülfe der vergleichenden Anatomie und Ontogenie von dem Urtypus oder dem Urbilde des Wirbelthieres überhaupt entwerfen können; von der längst ausgestorbenen Stammform, welcher der ganze Stamm seinen Ursprung verdankt. Da wir die phylogenetische Einheit des Vertebraten-Stammes für zweifellos halten und für alle Wirbelthiere, vom Amphioxus bis zum Menschen hinauf, die gemeinsame Abstammung von einer uralten Stammform annehmen, so sind wir auch berechtigt, uns von diesem Urwirbelthiere (*Prospondylus* oder *Vertebraea*) eine bestimmte morphologische Vorstellung zu machen. Wir brauchen an den realen Durchschnitten des Amphioxus nur geringe und unwesentliche Aenderungen vorzunehmen, um zu einem solchen idealen anatomischen Bilde oder Schema von der Urform des Wirbelthieres zu gelangen, wie uns Fig. 95—99 zeigt. Der Amphioxus weicht so wenig von dieser Urform ab, dass wir ihn geradezu in gewissem Sinne ebenfalls als ein modificirtes „Urwirbelthier" bezeichnen können. (Vergl. Taf. X und XI mit Fig. 95—99.)

Die äussere Gestalt unseres hypothetischen Urwirbelthieres war jedenfalls sehr einfach, und wahrscheinlich derjenigen des Lanzetthierchens mehr oder weniger ähnlich. Der bilaterale oder

zweiseitig-symmetrische Körper wird langgestreckt und seitlich zusammengedrückt gewesen sein (Fig. 95—97), im Querschnitt oval (Fig. 98, 99). Aeussere Gliederung und äussere Anhänge, in Form von Gliedmaassen, Beinen oder Flossen, fehlten. Dagegen ist vielleicht die Scheidung des Körpers in zwei Hauptabschnitte, Kopf und Rumpf, bei unserem *Prospondylus* deutlicher gewesen, als bei seinem wenig veränderten Urenkel, dem *Amphioxus*. In beiden Thieren enthält die vordere Körperhälfte oder der Kopf andere Hauptorgane als der Rumpf, und zwar eben so wohl auf der Rückenseite als auf der Bauchseite. Da diese wichtige Scheidung auch bereits bei den Ascidien zu finden ist, jenen bedeutungsvollen wirbellosen Stammverwandten der Wirbelthiere, so dürfen wir annehmen, dass sie bereits bei den Prochordonien bestand, den gemeinsamen Vorfahren beider Stämme. Sie ist auch bei den jugendlichen Larven der Cyclostomen (Taf. XI, Fig. 16) sehr ausgesprochen, und das ist um so interessanter, als diese palingenetische Larvenform auch in anderer Hinsicht ein wichtiges Bindeglied zwischen den höheren Wirbelthieren einerseits und den Schädellosen (*Acrania*) anderseits darstellt.

Der Kopf der Acranier, oder die vordere Körperhälfte (sowohl des realen Amphioxus, als des idealen Prospondylus), enthält in der Bauchhälfte den Kiemendarm und das Herz, in der Rückenhälfte das Gehirn und die Sinnesorgane. Der Rumpf hingegen, oder die hintere Körperhälfte, schliesst in der Bauchhälfte den Leberdarm und die Geschlechtsdrüsen ein, in der Rückenhälfte hingegen das Rückenmark und den grössten Theil der Musculatur.

Auf dem Längsschnitte durch das Urbild des Wirbelthieres (Fig. 95) zeigt sich in der Mitte des Körpers ein dünner und biegsamer, aber fester Stab von cylindrischer Gestalt, welcher vorn und hinten zugespitzt endet (*ch*). Derselbe geht der ganzen Länge nach mitten durch den Körper hindurch und bildet als centrale Skelet-Axe die ursprüngliche Grundlage des späteren Rückgrates oder der Wirbelsäule. Es ist der Axenstab oder die *Chorda dorsalis*, auch *Chorda vertebralis*, Wirbelstrang, Axenstrang, Wirbelsaite, Rückensaite, *Notochorda* oder kurzweg *Chorda* genannt. Dieser feste, aber zugleich biegsame und elastische Axenstab besteht aus einer knorpelartigen Zellenmasse und bildet das innere Axen-Skelet oder centrale Gerüst des Körpers, welches ausschliesslich die Wirbelthiere und Mantelthiere besitzen, und welches allen übrigen Thieren gänzlich fehlt. Als erste Anlage des Rückgrats besitzt er bei allen Wirbelthieren, vom Amphioxus bis zum Menschen hinauf,

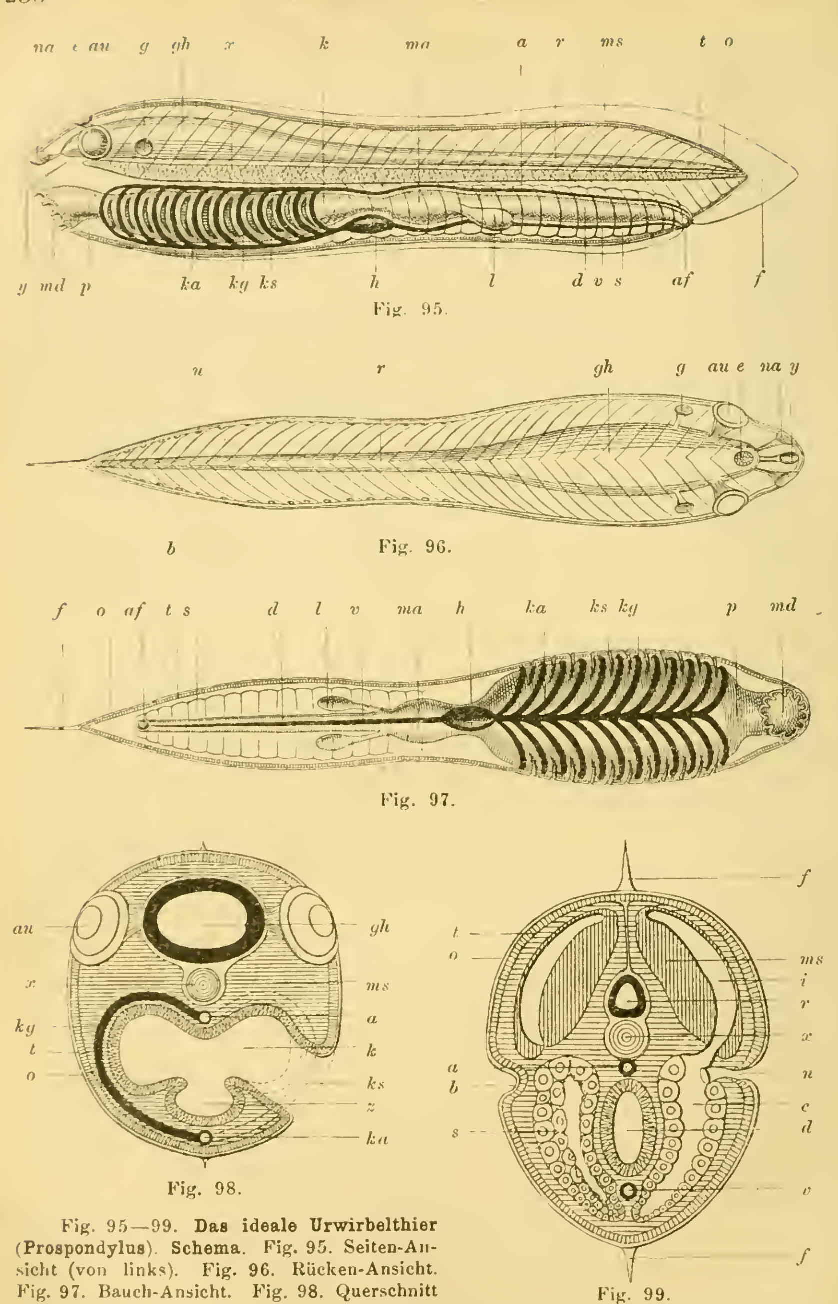


Fig. 95—99. **Das ideale Urwirbelthier (Prospondylus).** Schema. Fig. 95. Seiten-Ansicht (von links). Fig. 96. Rücken-Ansicht. Fig. 97. Bauch-Ansicht. Fig. 98. Querschnitt durch den Kopf (links durch die Kiementasche, rechts durch die Kiemenspalte). Fig. 99. Querschnitt durch den Rumpf (rechts ist ein Vornieren-Canal getroffen). *a* Aorta, *af* After, *au* Auge, *b* Seitenfurche (Urnierengang), *c* Coelom (Leibeshöhle), *d* Dünndarm, *e* Parietal-Auge (Epiphysis), *f* Flossen-

überall dieselbe fundamentale Bedeutung. Aber nur beim Amphioxus und den Cyclostomen bleibt der Axenstab in seiner einfachsten Gestalt zeitlebens bestehen. Beim Menschen und allen höheren Wirbelthieren hingegen ist er nur im frühesten Keimzustande zu finden und wird später durch die gegliederte Wirbelsäule ersetzt.

Der Axenstab oder die Chorda ist die reale feste Hauptaxe des Wirbelthier-Körpers, welche zugleich der idealen Längsaxe entspricht und uns zur Orientirung über die allgemeinen Lagerungs-Verhältnisse der wichtigsten Organe der Vertebraten als feste Richtschnur dient. Wir stellen uns dabei den Wirbelthier-Körper in seiner ursprünglichen, natürlichen Lagerung vor, wobei die Längsaxe horizontal oder wagerecht liegt, die Rückenseite nach oben, die Bauchseite nach unten (Fig. 95). Wenn wir durch diese Längsaxe in ihrer ganzen Länge einen senkrechten Durchschnitt legen, so zerfällt dadurch der ganze Körper in zwei Seitenhälften, welche symmetrisch gleich sind: rechte und linke Hälfte. In beiden Hälften liegen ursprünglich ganz dieselben Organe, in derselben gegenseitigen Lagerung und Verbindung; nur ihr Lagen-Verhältniss zur senkrechten Schnittebene oder Mittelebene ist gerade umgekehrt; die linke Hälfte ist das Spiegelbild der rechten. Beide Seitenhälften nennen wir Gegenstücke oder Antimeren. In jener senkrechten Schnittebene, welche beiden Hälften trennt, geht vom Rücken zum Bauche, entsprechend der Pfeilnaht des Schädels, die Pfeilaxe (Sagittal-Axe) oder Rücken-Bauch-Axe (Dorsoventral-Axe). Wenn wir hingegen durch die Chorda einen horizontalen Längsschnitt legen, so zerfällt dadurch der ganze Körper in eine dorsale oder Rückenhälfte, und in eine ventrale oder Bauchhälfte. Diejenige Schnittlinie, welche quer durch den Körper hindurch von der rechten zur linken Seite geht, ist die Queraxe, Frontal-Axe oder Lateral-Axe. (Vergl. Taf. IV und V, S. 320)[84]).

Die beiden Körperhälften des Wirbelthieres, welche durch diese horizontale Queraxe und zugleich durch die Chorda getrennt werden, haben eine ganz verschiedene Bedeutung. Die Rückenhälfte ist vorzugsweise der animale Theil des Körpers und enthält den grössten Theil der sogenannten animalen Organe, des Nerven-

saum der Haut, *g* Gehörbläschen, *gh* Gehirn, *h* Herz, *i* Muskelhöhle (dorsale Coelomtasche), *k* Kiemendarm, *ka* Kiemen-Arterie, *kg* Kiemen-Gefässbogen, *ks* Kiemenspalten, *l* Leber, *ma* Magen, *md* Mund, *ms* Muskeln, *na* Nase (Geruchsgrube), *n* Nieren-Canälchen, *u* Oeffnungen derselben, *o* Oberhaut, *p* Schlund, *r* Rückenmark, *s* Geschlechtsdrüsen (Gonaden), *t* Lederhaut (Corium), *u* Nieren-Oeffnungen (Poren der Seitenfurche), *v* Darmvene (Hauptvene), *x* Chorda, *y* Hypophysis (Hirnanhang), *z* Schlundrinne oder Kiemenrinne (Hypobranchial-Rinne).

Systems, Muskel-Systems, Knochen-Systems u. s. w.; Werkzeuge der Bewegung und Empfindung. Die Bauchhälfte hingegen ist wesentlich der vegetale Theil des Körpers und enthält den grössten Theil der vegetalen Organe des Wirbelthieres: das Darm- und Gefäss-System, das Geschlechts-System u. s. w.; Werkzeuge der Ernährung und Fortpflanzung. Demnach ist an der Bildung der Rückenhälfte vorzugsweise das äussere, dagegen an der Bildung der Bauchhälfte vorzugsweise das innere Keimblatt betheiligt. Jede der beiden Hälften entwickelt sich in Gestalt eines Rohres und umschliesst eine Höhlung, in welcher ein anderes Rohr eingeschlossen ist. Die Rückenhälfte enthält die enge, oberhalb der Chorda gelegene Rückgrathöhle oder den Wirbel-Canal, in welchem das röhrenförmige Centralnerven-System, das Markrohr, liegt. Die Bauchhälfte hingegen enthält die viel geräumigere, unterhalb der Chorda gelegene Eingeweidehöhle oder Leibeshöhle, in welcher der Darmcanal mit allen seinen Anhängen liegt.

Das Markrohr oder Medullar-Rohr, wie man das centrale Nervensystem der Wirbelthiere oder das Seelen-Organ in seiner ursprünglichen Anlage nennt, besteht beim Menschen und bei allen höheren Wirbelthieren aus zwei sehr verschiedenen Theilen: dem umfangreichen Gehirn, welches im Kopfe innerhalb des Schädels liegt, und dem langgestreckten Rückenmark, welches sich von da aus über den ganzen Rücken-Theil des Rumpfes erstreckt (Taf. V, Fig. 11—16 *n*). Auch bei unserem Urwirbelthier ist diese Zusammensetzung bereits angedeutet. Die vordere Körperhälfte, welche dem Kopfe entspricht, umschliesst eine kolbenförmige Blase, das Gehirn (*gh*); dieses setzt sich nach hinten in das dünnere cylindrische Rohr des Rückenmarks fort (*r*). Es besteht also dieses hochwichtige Seelen-Organ, welches die Empfindung, den Willen und das Denken der Wirbelthiere bewirkt, hier noch in höchst einfacher Gestalt. Die dicke Wand des Nervenrohrs, welches unmittelbar über dem Axenstabe durch die Längsaxe des Körpers verläuft, umschliesst einen engen, mit Flüssigkeit erfüllten Central-Canal (Fig. 95—99 *r*). In derselben einfachsten Gestalt tritt das Medullar-Rohr noch heute vorübergehend im Keime aller Vertebraten auf (vergl. Taf. V, Fig. 11—13), und in derselben einfachsten Form besteht es noch heute zeitlebens beim Amphioxus; nur ist in dessen cylindrischem Markrohr der Unterschied von Gehirn und Rückenmark kaum angedeutet. Das Markrohr des Lanzetthierchens verläuft als ein dünnes, langes Rohr von fast gleichem Durchmesser, oberhalb der Chorda, beinahe

durch die ganze Länge des Körpers (Taf. XI, Fig. 15), und nur ganz vorn zeigt eine geringe Anschwellung desselben das Rudiment eine Hirnblase an. Wahrscheinlich hängt diese Eigenthümlichkeit des Amphioxus mit der theilweisen Rückbildung seines Kopfes zusammen, da einerseits die Ascidien-Larven (Taf. X, Fig. 5), andererseits die jungen Cyclostomen (Taf. XI, Fig. 16) die Scheidung des blasenförmigen Gehirns oder Kopfmarks von dem dünneren, röhrenförmigen Rückenmark deutlich zeigen.

Auf derselben phylogenetischen Ursache beruht vermuthlich auch die mangelhafte Beschaffenheit der Sinnesorgane des *Amphioxus*, die wir später (im XVI.) Vortrage besprechen werden. *Prospondylus* dagegen hat wahrscheinlich drei Paar Sinnes-Organe besessen, wenn auch nur von sehr einfacher Beschaffenheit: ein Paar Geruchs-Grübchen, ganz vorne (Fig. 95, 96 *na*), ein Paar Augen (*au*) in der Seitenwand des Gehirns, und dahinter ein Paar einfache Gehörbläschen (*g*). Vielleicht war auch oben auf dem Scheitel noch ein unpaares „Scheitel-Auge" (Parietal-Auge oder Pineal-Auge) vorhanden (*Epiphysis, e*).

In der senkrechten Median-Ebene, oder der Mittel-Ebene, welche den zweiseitigen Körper in eine rechte und linke Hälfte theilt, liegt bei unseren Schädellosen unterhalb der Chorda das Mesenterium und Darmrohr, oberhalb das Markrohr, und über diesem eine membranöse Scheidewand der beiden Körperhälften oder Antimeren. Mit dieser Scheidewand hängt die bindegewebige Masse zusammen, welche sowohl das Markrohr als die darunter gelegene Chorda scheidenartig umhüllt und daher Chorda-Scheide (*Perichorda*) genannt wird; sie entsteht aus jenem dorsalen und medialen Theile der Coelom-Taschen, welchen wir beim Embryo der Cranioten als Skeletplatte oder „Sclerotom" kennen lernen werden. Während bei letzteren aus dieser Chorda-Scheide der wichtigste Theil des Skelets hervorgeht, Wirbelsäule und Schädel, bleibt sie dagegen bei den Acraniern in einfachster Form bestehen, als eine weiche Connectiv-Masse, von welcher dünne, membranöse Scheidewände zwischen die einzelnen Muskelplatten oder Myotome hineingehen (Fig. 95, 96 *ms*).

Rechts und links von der Chorda-Scheide, beiderseits des Markrohres und des darunter gelegenen Axenstabes, erblicken wir bei allen Wirbelthieren die mächtigen Fleischmassen, welche die Muskulatur des Rumpfes zusammensetzen und die Bewegungen desselben vermitteln. Obwohl dieselben bei den entwickelten Wirbelthieren ausserordentlich mannichfaltig gesondert und zusammengesetzt

sind (entsprechend den vielen differenzirten Theilen des Knochengerüstes), so können wir doch bei unserem idealen Urwirbelthiere nur zwei Paar solcher Hauptmuskeln unterscheiden, welche parallel der Chorda durch die gesammte Länge des Körpers hindurchgehen. Das sind die oberen (dorsalen) und unteren (ventralen) Seitenrumpfmuskeln. Die oberen (dorsalen) Seitenrumpfmuskeln oder die ursprünglichen Rückenmuskeln (Fig. 99 *ms*) bilden die dicke Fleischmasse des Rückens. Die unteren (ventralen) Seitenrumpfmuskeln oder die ursprünglichen Bauchmuskeln bilden dagegen die fleischige Bauchwand. Erstere sowohl als letztere sind gegliedert, und bestehen aus einer Doppelreihe von Muskelplatten (Fig. 95, 96 *ms*); die Zahl dieser Myotome bestimmt die Zahl der Rumpfglieder oder Metameren. Die Myotome entwickeln sich ebenfalls aus der Wand der Coelomtaschen (Fig. 99 *i*).

Nach aussen von diesem Fleischrohr finden wir die äussere feste Umhüllung des Wirbelthier-Körpers, welche Lederhaut oder Leder, Corium oder Cutis genannt wird (Taf. IV, *l*). Diese derbe und dichte Umhüllung besteht in ihren tieferen Schichten vorzüglich aus Fett und lockerem Bindegewebe, in ihren oberflächlichen Schichten aus Hautmuskeln und festerem Bindegewebe. Sie geht als zusammenhängende Decke über die gesammte Oberfläche des fleischigen Körpers hinweg und ist bei allen Schädelthieren von beträchtlicher Dicke. Bei unseren Acraniern hingegen ist die Lederhaut nur eine dünne Bindegewebs-Lamelle, eine unbedeutende „Lederplatte" (*Lamella corii*, Fig. 95—99 *t*).

Unmittelbar über der Lederhaut liegt aussen die Oberhaut (*Epidermis, o*); die allgemeine Hülle der ganzen äusseren Oberfläche. Aus dieser Oberhaut wachsen bei den höheren Wirbelthieren die Haare, Nägel, Federn, Krallen, Schuppen u. s. w. hervor. Sie besteht nebst allen ihren Anhängen und Producten bloss aus einfachen Zellen und enthält keine Blutgefässe. Ihre Zellen hängen mit den Endigungen der Empfindungs-Nerven zusammen. Ursprünglich ist die Oberhaut eine ganz einfache, bloss aus gleichartigen Zellen zusammengesetzte Decke der äusseren Körperoberfläche, eine permanente „Hornplatte". In dieser einfachsten Form, als einschichtiges Epithel, wird sie bei allen Vertebraten angelegt und besteht sie bei den Acraniern zeitlebens. Später verdickt sie sich bei den höheren Wirbelthieren und sondert sich in zwei Schichten, eine äussere, festere Hornschicht und eine innere, weichere Schleimschicht; sodann wachsen auch aus ihr zahlreiche äussere und innere

Anhänge hervor, nach aussen die Haare, Nägel, Krallen u. s. w., nach innen die Schweissdrüsen, Talgdrüsen u. s. w.

Wahrscheinlich erhob sich bei unserm Urwirbelthier in der Mittellinie des Körpers die Haut in Gestalt eines senkrecht stehenden Flossensaumes (*f*). Einen ähnlichen, um den grössten Theil des Körpers herumgehenden Flossensaum besitzen noch heute der Amphioxus und die Cyclostomen; einen gleichen finden wir am Schwanze der Fischlarven und Froschlarven oder Kaulquappen vor.

Nachdem wir diese äusseren Körpertheile der Wirbelthiere und die animalen Organe betrachtet haben, welche vorzugsweise die Rückenhälfte, oberhalb der Chorda einnehmen, wenden wir uns zu den vegetalen Organen, die grösstentheils in der Bauchhälfte, unterhalb des Axenstabes liegen. Hier finden wir bei allen Schädelthieren eine grosse Leibeshöhle oder Eingeweidehöhle. Die umfangreiche Leibeshöhle, die den grössten Theil der Eingeweide umschliesst, entspricht nur einem Theile des ursprünglichen Coeloms, das wir im X. Vortrage betrachtet haben; man kann sie daher als Metacoel unterscheiden. Gewöhnlich wird sie jetzt kurzweg als Coelom bezeichnet; früher hiess sie in der Anatomie „Pleuroperitonealhöhle“. Beim Menschen und bei allen übrigen Säugethieren (aber nur bei diesen!) zerfällt dieses Coelom im entwickelten Zustande in zwei verschiedene Höhlen, welche durch eine quere Scheidewand, das muskulöse Zwerchfell, vollständig getrennt sind. Die vordere oder Brusthöhle (Pleura-Höhle) enthält die Speiseröhre, das Herz und die Lungen; die hintere oder Bauchhöhle (Peritoneal-Höhle) enthält Magen, Dünndarm, Dickdarm, Leber, Milz, Nieren u. s. w. Bei den Embryonen der Säugethiere aber bilden diese beiden Höhlen, ehe das Zwerchfell entwickelt ist, eine einzige zusammenhängende Leibeshöhle, ein einfaches Coelom, und so finden wir dieses auch bei allen niederen Wirbelthieren zeitlebens vor. Ausgekleidet ist diese Leibeshöhle mit einer zarten Zellenschicht, dem Coelom-Epithel. Bei den Acraniern ist das Coelom sowohl dorsal als ventral gegliedert, wie ihre metameren Muskeltaschen und Urogenital-Organe deutlich beweisen (Fig. 99).

Das wichtigste von allen Eingeweiden in der Leibeshöhle ist der ernährende Darmcanal, dasjenige Organ, welches bei der Gastrula den ganzen Körper darstellt. Dasselbe ist bei allen Wirbelthieren ein langes, von der Leibeshöhle umschlossenes, streckenweise mehr oder weniger differenzirtes Rohr und besitzt zwei Oeffnungen: eine Mundöffnung zur Aufnahme der Nahrung (Fig. 95, 97 *md*) und eine Afteröffnung zur Abgabe der unbrauchbaren Stoffe

oder Excremente (*af*). An dem Darmcanal (Taf. IV, V *d*) hängen zahlreiche Drüsen, die von grosser Bedeutung für den Wirbelthierkörper sind und alle aus dem Darm hervorwachsen. Solche Drüsen sind die Speicheldrüsen, Lunge, Leber und zahlreiche kleinere Drüsen. Fast alle diese Anhänge fehlen noch den Acraniern; nur ein paar einfache Leberschläuche (Fig. 95, 97 *l*) waren wahrscheinlich schon bei der Stammform der Wirbelthiere vorhanden. Die Wandung sowohl des eigentlichen Darmcanales, als aller dieser Anhänge besteht aus zwei verschiedenen Schichten: die innere, zellige Auskleidung ist das Darmdrüsenblatt, die äussere, faserige Umhüllung hingegen entsteht aus dem Darmfaserblatt; sie ist grösstentheils aus Muskelfasern zusammengesetzt, welche die Verdauungsbewegungen des Darmes bewirken, und aus Bindegewebsfasern, welche eine feste Hülle bilden. Eine Fortsetzung derselben ist das Gekröse oder Mesenterium, ein dünnes, bandförmiges Blatt, mittelst dessen das Darmrohr an der Bauchseite der Chorda befestigt ist, ursprünglich die dorsale Scheidewand der beiden Coelom-Taschen (Taf. IV, Fig. 8 *t*). Der Darmcanal ist bei den Wirbelthieren sowohl im Ganzen als in den einzelnen Abtheilungen mannichfaltig umgebildet, trotzdem die ursprüngliche Grundlage überall dieselbe und höchst einfach ist. In der Regel ist das Darmrohr länger (oft vielmals länger) als der Körper, und daher innerhalb der Leibeshöhle in viele Windungen zusammengelegt, besonders im hinteren Theile. Ausserdem ist dasselbe beim Menschen und den höheren Wirbelthieren in verschiedene, oft durch Klappen getrennte Abtheilungen gesondert: Mundhöhle, Schlundhöhle, Speiseröhre, Magen, Dünndarm, Dickdarm und Mastdarm. Alle diese Theile gehen aus einer ganz einfachen Anlage hervor, die ursprünglich (wie beim Amphioxus zeitlebens) als ein ganz gerader cylindrischer Canal unter der Chorda von vorn nach hinten läuft (Taf. XI, Fig. 15, 16).

Da der Darmcanal in morphologischer Beziehung als das älteste und wichtigste Organ des Thierkörpers angesehen werden kann, so ist es von Interesse, seine wesentliche Beschaffenheit beim Wirbelthiere scharf ins Auge zu fassen und von allen unwesentlichen Theilen abzusehen. In dieser Beziehung ist besonders zu betonen, dass der Darmcanal aller Wirbelthiere eine sehr charakteristische Trennung in zwei Haupt-Abtheilungen zeigt, eine vordere und eine hintere Kammer. Die vordere Kammer ist der Kopfdarm oder Kiemendarm (Fig. 95—97 *p, k*) und dient vorzugsweise zur Athmung. Die hintere Abtheilung ist der Rumpfdarm oder Leberdarm und besorgt die Verdauung (*ma, d*).

Bei allen Vertebraten bilden sich schon frühzeitig rechts und links in der vorderen Abtheilung des Kopfdarms eigenthümliche Spalten, welche in der innigsten Beziehung zu dem ursprünglichen Athmungsgeschäfte der Wirbelthiere stehen, die sogenannten Kiemenspalten (*ks*). Alle niederen Wirbelthiere, der Amphioxus, die Pricken, die Fische, nehmen beständig Wasser durch die Mundöffnung auf und lassen dieses Wasser durch die seitlichen Spalten des Schlundes wieder austreten. Das Wasser, welches durch den Mund eindringt, dient zur Athmung. Der in demselben enthaltene Sauerstoff wird von den Blutcanälen eingeathmet, welche sich auf den zwischen den Kiemenspalten befindlichen Leisten, den „Kiemenbogen“ ausbreiten, (*kg*). Diese ganz charakteristischen Kiemenspalten und Kiemenbogen finden sich beim Embryo des Menschen und aller höheren Wirbelthiere in früher Zeit seiner Entwickelung ebenso vor, wie sie bei den niederen Wirbelthieren überhaupt zeitlebens bleiben (Taf. VI—IX). Die Kiemenbogen und Kiemenspalten sind jedoch bei den Säugethieren, Vögeln und Reptilien niemals als wirkliche Athmungsorgane thätig, sondern entwickeln sich allmählich zu ganz anderen Theilen. Dass sie aber trotzdem anfänglich in derselben Form wie bei den Fischen auftreten, das ist einer der interessantesten Beweise für die Abstammung dieser drei höheren Wirbelthier-Klassen von den Fischen.

Nicht minder interessant und bedeutungsvoll ist ein Organ, welches bei allen Wirbelthieren aus der Bauchwand des Kiemendarms sich entwickelt, die Kiemenrinne oder Hypobranchial-Rinne. Bei den Acraniern wie bei den Ascidien besteht dieselbe zeitlebens als eine drüsige, flimmernde Rinne, welche vom Munde aus in der ventralen Mittellinie des Kiemendarms nach hinten läuft und kleine Nahrungskörperchen dem Magen zuführt (Fig. 98 *z*). Bei den Cranioten hingegen entwickelt sich daraus die Schilddrüse (*Thyreoidea*), jene vor dem Kehlkopf gelegene Drüse, welche, pathologisch vergrössert, den Kropf (*Struma*) bildet.

Aus dem Kopfdarm entstehen aber nicht allein die Kiemen, die Werkzeuge der Wasser-Athmung bei den niederen Vertebraten, sondern auch die Lungen, die Organe der Luftathmung für die fünf höheren Klassen. Hier bildet sich nämlich aus dem Schlunde des Embryo frühzeitig eine blasenförmige Ausstülpung und gestaltet sich bald zu zwei geräumigen, später mit Luft gefüllten Säcken. Diese Säcke sind die beiden luftathmenden Lungen, welche an die Stelle der wasserathmenden Kiemen treten. Jene blasenförmige Ausstülpung aber, aus der die Lungen entstehen, ist nichts Anderes

als die bekannte luftgefüllte Blase, welche bei den Fischen die Schwimmblase heisst und als hydrostatisches Organ oder Schwimmapparat das specifische Gewicht des Fisches erleichtert. Den niedersten beiden Wirbelthier-Klassen, den Acraniern und Cyclostomen, fehlt diese Einrichtung noch ganz.

Die zweite Hauptabtheilung des Vertebraten-Darms, der Rumpfdarm oder Leberdarm, welcher die Verdauung besorgt, ist bei den Acraniern (im Gegensatze zu den Cranioten) sehr einfach gebildet; er besteht aus zwei verschiedenen Kammern. Die erste Kammer, unmittelbar hinter dem Kiemendarm, ist der blasenförmig erweiterte Magen (*ma*); die zweite, engere und längere Kammer ist der gerade gestreckte Dünndarm (*d*); er öffnet sich hinten an der Bauchseite durch den After (*af*). Nahe der Grenze beider Kammern mündet in die Darmhöhle die Leber, in Gestalt eines einfachen Schlauches oder Blindsackes (*l*); bei *Amphioxus* ist dieselbe unpaar (Taf. XI, Fig. 15 *lb*); bei *Prospondylus* hingegen war sie vermuthlich paarig. (Fig. 95, 97 *l*).

In den engsten morphologischen und physiologischen Beziehungen zum Darmcanal steht das Gefäss-System der Wirbelthiere, dessen wichtigste Bestandtheile sich aus dem Darmfaserblatt entwickeln. Dasselbe besteht aus zwei verschiedenen, aber unmittelbar zusammenhängenden Abtheilungen, dem Blutgefäss-System und dem Lymphgefäss-System. In den Hohlräumen des ersteren ist das rothe Blut, in denen des letzteren die farblose Lymphe enthalten. Zum Lymphgefäss-System gehören zunächst die eigentlichen Lymphcanäle oder Saugadern, welche durch alle Organe verbreitet sind und die verbrauchten Säfte aus den Geweben aufsaugen und in das venöse Blut abführen; ausserdem aber auch die Chylusgefässe, welche den weissen Chylus oder Milchsaft, den vom Darm bereiteten Ernährungs-Saft, aufsaugen und ebenfalls dem Blute zuführen.

Das Blutgefäss-System der Wirbelthiere ist sehr mannichfaltig ausgebildet, scheint aber ursprünglich bei den Urwirbelthieren in so einfacher Form bestanden zu haben, wie dasselbe bei den Ringelwürmern (z. B. den Regenwürmern) und beim Amphioxus noch heute zeitlebens fortbesteht. Demnach würden vor allen als wesentliche ursprüngliche Hauptbestandtheile desselben zwei grosse unpaare Blutcanäle zu betrachten sein, welche in der Faserwand des Darmes liegen und in der Mittel-Ebene des Körpers längs des Darmcanals verlaufen, das eine über, das andere unter demselben. Diese beiden Hauptcanäle geben zahlreiche Aeste an alle Körpertheile ab und gehen vorn und hinten im Bogen in

einander über; wir wollen sie die Urarterie und die Urvene nennen. Erstere entspricht dem Rückengefässe, letztere dem Bauchgefässe der Würmer. Die Urarterie oder Principal-Arterie, gewöhnlich *Aorta* genannt (Fig. 95 *a*) liegt oben auf dem Darm, in der Mittellinie seiner Rückenseite, und führt sauerstoffreiches oder arterielles Blut aus den Kiemen in den Körper hinein. Die Urvene oder Principal-Vene (Fig. 97 *v*) liegt unten am Darm, in der Mittellinie seiner Bauchseite, und wird daher auch *Vena subintestinalis* genannt; sie führt kohlensäurereiches oder venöses Blut aus dem Körper zu den Kiemen zurück. Vorn an der Kiemenabtheilung des Darmes hängen beide Hauptcanäle durch mehrere Verbindungs-Aeste zusammen, welche bogenförmig zwischen den Kiemenspalten emporsteigen. Diese „Kiemengefässbogen" (*kg*) verlaufen längs der Kiemenbogen und betheiligen sich direct am Athmungsgeschäft. Die vordere Fortsetzung der Principal-Vene, welche an der Bauchwand des Kiemendarms verläuft und jene Gefässbogen nach oben abgiebt, ist die Kiemenarterie (*ka*). An der Grenze zwischen beiden Theilen des Bauchgefässes erweitert sich dasselbe zu einem contractilen spindelförmigen Schlauche (Fig. 95, 97 *h*). Das ist die einfachste Anlage des Herzens, welches sich später bei den höheren Wirbelthieren und beim Menschen zu einem vierkammerigen Pumpwerk gestaltet. Beim *Amphioxus* fehlt das Herz, wahrscheinlich in Folge von Rückbildung. Bei *Prospondylus* hingegen bestand das ventrale Kiemenherz wahrscheinlich in derselben einfachsten Form, wie wir es noch heute bei den Ascidien und beim Embryo der Cranioten finden (Fig. 95, 97 *h*).

Die Nieren, welche bei allen Wirbelthieren als Werkzeuge der Ausscheidung oder als Harnorgane thätig sind, zeigen in den verschiedenen Abtheilungen dieses Stammes sehr mannichfaltige und verwickelte Verhältnisse; wir werden dieselben im XXIX. Vortrage näher betrachten. Hier sei nur kurz erwähnt, dass dieselben bei unserem hypothetischen Urwirbelthiere wahrscheinlich in ähnlicher Form bestanden, wie sie noch heute der Amphioxus zeigt; als sogenannte Vornieren (*Protonephra*). Diese setzten sich ursprünglich aus einer Doppelreihe von kleinen Canälchen zusammen, welche die verbrauchten Säfte oder den Harn direct aus der Leibes-Höhle nach aussen abführten (Fig. 99 *n*). Die innere Mündung dieser Vornieren-Canälchen (*Pronephridia*) öffnete sich mit einem Flimmertrichter in die Leibeshöhle; die äussere Mündung hingegen in eine Seitenrinne der Epidermis, eine paarige Längsrinne in der Seitenfläche der äusseren Haut (Fig. 99 *b*). Durch Verschluss

dieser Rinne in der Seitenlinie rechts und links entstand der Vorniere ngang. Bei allen Cranioten entwickelt sich derselbe sehr frühzeitig in der Hornplatte (Taf. IV, Fig. 4*u*, 5*u*); beim *Amphioxus* ist er in einen weiten Raum, die Mantelhöhle oder den „Peribranchial-Raum" verwandelt (Taf. X, Fig. 13 *c*).

In nächster Beziehung zu den Nieren stehen die Geschlechts-Organe der Wirbelthiere. Bei den allermeisten Gliedern dieses Stammes sind sie zu einem einheitlichen Urogenital-System verbunden; nur bei wenigen Gruppen erscheinen Harn- und Geschlechtswerkzeuge getrennt (bei Amphioxus, den Cyclostomen und einigen Abtheilungen der Fisch-Klasse). Beim Menschen, wie bei allen höheren Wirbelthieren, erscheint der Geschlechts-Apparat oder das „Sexual-System" aus verschiedenen Theilen zusammengesetzt, die wir im XXIX. Vortrage betrachten werden. In den niedersten beiden Klassen unseres Stammes aber, bei den Acraniern und Cyclostomen, bestehen sie bloss aus einfachen Geschlechtsdrüsen oder Gonaden, den Eierstöcken (*Ovaria*) des weiblichen Geschlechts, und den Hoden (*Spermaria*) des männlichen Geschlechts; erstere liefern die Eier, letztere das Sperma. Bei den Cranioten finden wir immer nur ein Paar solcher Gonaden; beim *Amphioxus* hingegen zahlreiche Paare, metamerisch geordnet. In gleicher Weise werden sie auch bei unserm hypothetischen *Prospondylus* bestanden haben (Fig. 95, 97 *s*). Diese segmentalen Gonaden-Paare sind die ursprünglichen Ventral-Hälften der Coelom-Taschen.

Die Organe, die wir soeben in unserer allgemeinen Betrachtung des Ur-Wirbelthieres aufgezählt und bezüglich ihrer charakteristischen Lagerung untersucht haben, sind diejenigen Theile des Organismus, welche bei allen Wirbelthieren ohne Ausnahme in denselben gegenseitigen Beziehungen, wenn auch höchst mannichfaltig modificirt, wiederkehren. Wir haben dabei vorzugsweise den Querschnitt des Körpers (Fig. 98, 99) in das Auge gefasst, weil an diesem das eigenthümliche Lagerungs-Verhältniss derselben am deutlichsten in die Augen fällt. Wir müssen jedoch, um unser Urbild zu vervollständigen, nun auch noch die bisher wenig berücksichtigte Gliederung oder Metameren-Bildung desselben hervorheben, die vorzüglich am Längsschnitt (Fig. 95—97) in die Augen fällt. Beim Menschen, wie bei allen entwickelten Wirbelthieren, ist der Körper aus einer Reihe oder Kette von gleichartigen Gliedern zusammengesetzt, welche in der Längsaxe des Körpers hinter einander liegen, den Körper-Segmenten, Folgestücken oder Metameren. Beim Menschen beträgt die Zahl dieser gleich-

artigen Glieder oder Metameren am Rumpfe drei und dreissig, dagegen bei vielen Wirbelthieren (z. B. Schlangen, Aalen) mehrere hundert. Da diese innere Gliederung oder Metamerie sich vorzugsweise an der Wirbelsäule und den diese umgebenden Muskeln ausspricht, nannte man die Gliederabschnitte oder Metameren früher auch wohl Urwirbel. Indessen wird die Gliederung in erster Linie keineswegs durch das Skelet bestimmt und verursacht, sondern vielmehr durch das Muskel-System und durch die segmentale Anordnung der Nieren und Gonaden. Nun wird allerdings die Zusammensetzung aus solchen Urwirbeln oder inneren Metameren gewöhnlich mit Recht als ein hervorstechender Charakter der Wirbelthiere hervorgehoben, und die verschiedenartige Sonderung oder Differenzirung derselben ist für die verschiedenen Gruppen der Wirbelthiere von grösster Bedeutung. Allein für die zunächst vor uns liegende Aufgabe, den einfachen Leib des Urwirbelthieres aus der Chordula abzuleiten, sind die Gliederabschnitte oder Metameren von untergeordneter Bedeutung, und wir brauchen erst später darauf einzugehen.

Wenn wir von allen unwichtigen, weil secundär gebildeten Theilen hier ganz absehen, und vorläufig bloss jene wesentlichen, primären Theile in Betracht ziehen, so vereinfacht sich unsere Aufgabe bedeutend. Sie läuft dann im Wesentlichen auf das Problem hinaus, den soeben geschilderten Organismus des „Urwirbelthieres“ aus der einfachen Keimform der Chordula (Fig. 80—83) abzuleiten, deren Entstehung aus der Coelomula und Gastrula wir bereits kennen. Jener einfachste Vertebraten-Körper ist, wie man gewöhnlich sagt, aus zwei symmetrischen doppelten Röhren zusammengesetzt: aus einer unteren Röhre, welche das Darmrohr umschliesst (der Leibeswand), und aus einer oberen Röhre, welche das Markrohr umschliesst (dem Wirbelkanal). Zwischen Markrohr und Darmrohr liegt der Axenstab oder die Chorda, als wesentlichster Theil des inneren Axen-Skelets, das die Wirbelthiere als solche charakterisirt. Vom Amphioxus bis zum Menschen hinauf wiederholt sich überall dieselbe charakteristische Lagerung dieser wichtigsten Organe. (Vergl. Taf. IV und V nebst Erklärung, S. 320.) Wir werden also jetzt zu untersuchen haben, wie sich diese Organe aus den vier secundären Keimblättern der Chordula hervorbilden.

Zehnte Tabelle.

Uebersicht über die wichtigsten Organe der Provertebraten (der hypothetischen Urwirbelthiere) und deren Entwickelung (Prospondylus).

Vier secundäre Keimblätter.	Synonyme der Keimblätter.	Fundamental-Organe der Urwirbelthiere.
I. **Sinnesblatt** (Hautsinnesblatt). Neuroblast. **Lamina neuralis.** Aeusseres Grenzblatt.	Hautblatt oder Hautschicht (von Baer). Primäres animales Blatt.	1. **Oberhaut (Epidermis)** (Einfache Zellendecke der äusseren Körperfläche). 2. **Nervensystem (Sensorium).** 2 A. Markrohr (Nerven-Centrum). 2. B. Peripheres Nerven-System. 3. **Sinnesorgane (Sensilla).** 3 A. Nasen (Geruchsgruben). 3. B. Augen. 3. C. Gehörbläschen.
II. **Muskelblatt** (Hautfaserblatt). Myoblast. **Lamina parietalis.** Aeusseres Mittelblatt.	Fleischblatt oder Fleischschicht (von Baer). (Grösstentheils verwendet zur Bildung der Episomiten und der Somatopleura.)	4. **Lederhaut. Corium** (Cutis-Platte). 5. **Rumpfmuskelwand (Motorium)** (Metamere Muskelplatten: dorsale und ventrale). 6. **Chorda-Scheide (Perichorda)** (Skelet-Basis).
III. **Gefässblatt** (Darmfaserblatt). Gonoblast. **Lamina visceralis.** Inneres Mittelblatt.	Gefässblatt oder Gefässschicht (von Baer). (Grösstentheils verwendet zur Bildung der Hyposomiten und der Splanchnopleura.)	7. **Vornieren (Pronephridia)** (Metamere Coelom-Canälchen). 8. **Geschlechtsdrüsen (Gonaden)** (Metamere ventrale Coelomtaschen). 9. **Gefäss-System (Vasorium).** 9. A. Ventral-Herz (venös) und Principal-Vene. 9. B. Dorsale Aorta (Principal-Arterie). 10. **Darmmuskelwand und Gekröse** (Faserwand des Darms, Mesenterium). 10. A. Skelet und Musculatur der Kiemenbögen (Visceral-Skelet). 10. B. Muskelwand des Leberdarms.
IV. **Drüsenblatt.** (Darmdrüsenblatt). Enteroblast. **Lamina enteralis.** Inneres Grenzblatt.	Schleimblatt oder Schleimschicht (von Baer). Primäres vegetales Blatt.	11. **Chorda dorsalis (Notochorda)** (Axenstab), ungegliedert. 12. **Darm-Epithelium (Gastrodermis)** 12. A. Epithel des Kopfdarms oder Kiemendarms. 12. B. Epithel des Rumpfdarms oder Leberdarms.

Zwölfter Vortrag.

Keimschild und Fruchthof.

„Die Eier haben ihre Stammesgeschichte wie die ausgebildeten Formen; die complicirtesten sind die Eier der Säugethiere, da während ihrer Phylogenese zweimal ein Nahrungsdotter erworben wurde, und zweimal wieder verloren ging. Sowie aber einerseits die Menge des Nahrungsdotters einen entscheidenden Einfluss auf die Furchung und die gesammte weitere Entwickelung nimmt, so muss dasselbe anderseits auch von der verschiedenen Vertheilung des Nahrungsdotters gelten.

Carl Rabl.

Keimung der Amnioten. Keim und Dotter. Keimscheibe und Dottersack. Darmrohr und Dotterdrüse. Keimschild oder Embryonal-Anlage. Keimdarmblase der Säugethiere. Fruchthof und Dauerleib. Stammesgeschichte der Dotterbildung.

Inhalt des zwölften Vortrages.

Cenogenetische Keimungs-Eigenheiten der Amnioten. Das classische Vogel-Ei als Quelle vieler Irrthümer. Falscher Gegensatz von Keim und Dotter. Zugehörigkeit des Dotters zur vegetalen Keimhälfte. Dotterkeim und Dotterdrüse der Amphibien. Flache Keimscheibe der Vögel und Reptilien. Abschnürung derselben vom Dottersack. Primäre, secundäre und tertiäre Stufenfolge der Vertebraten-Keimung. Die sogenannte Keimblase der Säugethiere (Keimdarmblase oder Blastocyste). Ihre Entstehung durch abgeänderte Brutpflege. Abstammung der lebendig gebärenden Säugethiere von eierlegenden. Häutung ihrer Epigastrula (Deckschicht). Verwandlung der zweiblättrigen in die vierblättrige Keimscheibe. Heller und dunkler Fruchthof. Keimschild (Embryaspis) oder Rückenschild (Notaspis), Embryonal-Anlage. Verhältniss des Fruchthofs zum Dauerleib (Menosom). Die wiederholte Erwerbung und der wiederholte Verlust des Nahrungsdotters in der Wirbelthier-Reihe. Einfluss dieser cenogenetischen Processe auf die Umbildung der Gastrula.

Litteratur:

M. P. Erdl, 1845. *Die Entwickelung des Menschen und des Hühnchens im Eie* (31 *Kupfertafeln*).

Robert Remak, 1850. *Bildung der Axenplatte. Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbelthiere*, § 12.

Alexander Ecker, 1851—1859. *Icones physiologicae. Erläuterungs-Tafeln zur Physiologie und Entwickelungsgeschichte*

Eduard Van Beneden, 1880. *Recherches sur l'embryologie des Mammifères.* (*Arch. de biologie, Bd. I—V.*)

Paul Sarasin *und* **Fritz Sarasin**, 1887—1890. *Zur Entwickelungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle* (*Ichthyophis glutinosus*).

Emil Selenka, 1883—1886. *Studien über Entwickelungsgeschichte der Thiere. Heft I—IV.*

Oscar Hertwig, 1886. *Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere* (*III. Aufl.* 1890).

Carl Rabl, 1889. *Die wiederholte Erwerbung und der wiederholte Verlust des Nahrungsdotters. Morpholog. Jahrb., Bd. XV. S.* 155—175.

XII.

Meine Herren!

Die drei höheren Wirbelthier-Klassen, welche wir als Amnioten oder „Amnionthiere" zusammenfassen, die Säugethiere, Vögel und Reptilien, unterscheiden sich in vielen Beziehungen ihrer Entwickelung sehr auffallend von den fünf niederen Klassen des Stammes, den Amnionlosen (Anamnia oder Ichthyoda). Alle Amnioten zeichnen sich aus durch den Besitz einer eigenthümlichen Keimhülle, des Amnion oder der „Wasserhaut", sowie eines besonderen Keim-Anhanges, der Allantois. Ferner besitzen alle Amnionthiere einen ansehnlichen Dottersack, der bei den Reptilien und Vögeln mit Nahrungsdotter, bei den Säugethieren mit einer klaren, diesem entsprechenden Flüssigkeit gefüllt ist. In Folge dieser cenogenetischen Keim-Bildungen werden die ursprünglichen Entwickelungs-Verhältnisse der Amnioten so eigenthümlich abgeändert, dass es sehr schwer fällt, sie auf die palingenetischen Keimungs-Vorgänge der niederen amnionlosen Wirbelthiere zurückzuführen. Den Weg dahin zeigt uns die Gastraea-Theorie, indem sie die Keimung des niedersten Wirbelthieres, des schädellosen Amphioxus als die ursprüngliche betrachtet, und aus ihr durch eine Reihe von allmählichen Abänderungen die Gastrulation und Coelomation der Schädelthiere oder Cranioten ableitet.

Verhängnissvoll für eine naturgemässe Auffassung der wichtigsten Keimungs-Vorgänge der Vertebraten war besonders der Umstand, dass alle älteren Embryologen, von Malpighi (1687) und Wolff (1759) bis auf Baer (1828) und Remak (1850), immer von der Untersuchung des Hühner-Eies ausgingen, und die hier gewonnenen Erfahrungen auf den Menschen und die übrigen Wirbelthiere übertrugen. Nun ist aber dieses „classische Haupt-Object der Embryologie", wie wir uns bereits überzeugt haben, eine Quelle der gefährlichsten Irrthümer. Denn der mächtige kugelige Nahrungsdotter des Vogel-Eies bedingt zunächst die flache, scheiben-

förmige Ausbreitung der kleinen Gastrula, und weiterhin eine so eigenthümliche Entwickelung dieser kreisrunden dünnen „Keimscheibe", dass die Kämpfe über deren irrthümliche Deutung einen grossen Theil der embryologischen Litteratur füllen.

Einer der unglücklichsten hieraus entsprungenen Irrthümer war die Auffassung eines ursprünglichen Gegensatzes von Keim und Dotter. Dabei wurde der letztere als ein fremder, ausserhalb des eigentlichen Keimes gelegenen Körper betrachtet, während er in der That doch nur einen Theil desselben, ein „embryonales Ernährungs-Organ" darstellt. Viele Autoren liessen „die erste Spur des Embryo" erst später auftreten, aussen auf dem Dotter; bald wurde die zweiblättrige Keimscheibe selbst, bald nur der mittlere axiale Theil derselben, im Gegensatze zu dem gleich zu besprechenden „Fruchthofe", als „die erste Anlage des Embryo" aufgefasst. Im Lichte der Gastraea-Theorie ist es kaum nöthig, auf das Verfehlte dieser früher herrschenden Anschauung und der gefährlichen sich daraus ergebenden Trugschlüsse hinzuweisen. In der That ist schon die „erste Furchungszelle" oder die Stammzelle der Keim selbst, und Alles, was daraus hervorgeht, gehört zum „Embryo". Wie die voluminöse ursprüngliche Dottermasse im ungefurchten Ei der Vögel nur einen Einschluss der riesig vergrösserten Eizelle selbst darstellt, so ist auch später der Inhalt ihres embryonalen Dottersackes (— gleichviel ob er schon gefurcht oder noch ungefurcht ist —) nur ein Theil des Entoderms, welches den Urdarm bildet. Das zeigen ganz klar die amphiblastischen Eier der Amphibien und Cyclostomen, welche den Uebergang von den archiblastischen dotterlosen Eiern des Amphioxus zu den grossen dotterreichen Eiern der Reptilien und Vögel erläutern.

Gerade bei der kritischen Vergleichung dieser schwierigen Verhältnisse offenbart sich der unschätzbare Werth phylogenetischer Betrachtungen für die Erklärung verwickelter ontogenetischer Thatsachen, und die Nothwendigkeit, die cenogenetischen Erscheinungen von den palingenetischen zu trennen. Für die vergleichende Ontogenie der Wirbelthiere ist dies besonders desshalb klar, weil hier die phylogenetische Einheit des Stammes auf Grund der wohlbekannten Thatsachen der Paläontologie und der vergleichenden Anatomie von vornherein feststeht. Wäre diese Stammeseinheit, auf der Basis des Amphioxus, stets im Auge behalten worden, so würden sich nicht immer noch jene Irrthümer wiederholen.

Wie die unrichtige Auffassung der Dotterbildung die meisten und besten älteren Beobachter irre geführt hat, so geschieht das

nicht selten auch noch heute. Ein Beispiel aus neuester Zeit liefern die schönen Untersuchungen „Zur Entwickelungsgeschichte und Anatomie der ceylonischen Blindwühle (*Ichthyophis glutinosus*)". Die beiden trefflichen Beobachter PAUL und FRITZ SARASIN gelangen im dritten Hefte dieser Forschungen (1889) zu dem Satze, „dass die beiden Keimschichten der Gastrula nicht dem Ectoderm und Entoderm, sondern dem Blastoderm und Dotter der Vertebraten entsprechen", und glauben damit „nunmehr das Fundament für eine vergleichende Entwickelungsgeschichte des Thierreichs gelegt" zu haben, Hiernach „besteht die Gastrula aus zwei Schichten; von denen die innere der Lecithoblast, die äussere das Blastoderm" ist.

Das Missverständniss der Thatsachen und Begriffe, welches diesen Sätzen zu Grunde liegt, klärt sich auf durch die Erwägung, dass in allen Fällen der Dotter ein Theil der vegetalen Keimhälfte ist. Wie in dem einzelligen Keime (der Stammzelle) der ungefurchte Nahrungsdotter nur eine Inhalts-Portion der vegetalen Eizellen-Hemisphäre ist, so müssen wir auch an dem vielzelligen Keime den gefurchten Nahrungsdotter stets als einen Theil der ventralen Urdarm-Wand betrachten. Der „Dotterkeim" oder *Lecithoblast* von SARASIN ist nur ein beschränkter Theil des *Entoderms*, und zwar derjenige Theil, welcher sich in der Bauch-Wand des Urdarms aus dessen Mittelstück entwickelt; er ist als „Dotterdrüse" (*Lecithadenia*) ebenso nur ein untergeordneter drüsiger Bestandtheil des ganzen Darmrohrs, wie später die aus diesen hervorwachsenden Darmdrüsen, Leber, Lunge u. s. w. Hingegen ist der dorsale Keimtheil, welchen SARASIN als „Blastoderm" jenem ventralen Lecithoblast gegenüberstellt, keineswegs die ursprüngliche (— alle Embryonal-Zellen umfassende! —) Keimhaut, das wahre *„Blastoderm"*, sondern vielmehr der Rest des Entoderms und das ganze Exoderm.

Wie in diesen, so hat auch noch in vielen andern Fällen das cenogenetische Verhältniss des Keimes zum Nahrungsdotter bis auf die neueste Zeit eine ganz irrthümliche Auffassung der ersten und wichtigsten Keimungs-Vorgänge bei den höheren Wirbelthieren bedingt, und eine Menge von falschen Gesichtspunkten in deren Ontogenie eingeführt. Bis vor zwanzig Jahren ging die Keimesgeschichte der höheren Wirbelthiere allgemein von der Ansicht aus, dass die „erste Anlage des Keimes" eine flache blattförmige Scheibe sei; und gerade desshalb wurden ja auch die Zellenschichten, welche diese Keimscheibe (auch „Fruchthof" genannt) zusammensetzen, als „Keimblätter" bezeichnet. Diese flache Keimscheibe (*Blasto-*

discus), die anfangs kreisrund, später länglich-rund ist, und die am gelegten Hühner-Ei oft als Narbe, Hahnentritt oder Cicatricula bezeichnet wird, liegt an einer Stelle aussen auf der Oberfläche des grossen kugeligen Nahrungsdotters auf. Wir haben uns überzeugt, dass dieselbe Nichts Anderes ist, als die scheibenförmig abgeflachte Gastrula der Vögel (*Discogastrula*). Im Beginne der Keimung wölbt die flache Keimscheibe sich nach aussen und schnürt sich nach innen von der darunter gelegenen grossen Dotterkugel ab. Die flachen Blätter werden dadurch zu Röhren, indem ihre Ränder sich gegen einander krümmen und verwachsen (Fig. 100). Während der Keim auf Kosten des Nahrungsdotters wächst, wird der letztere immer kleiner; er wird von den Keimblättern völlig umwachsen. Späterhin bildet der Rest des Nahrungsdotters nur noch einen kleinen kugeligen Sack, den Dottersack oder die Nabelblase (*Saccus vitellinus* oder *Vesicula umbilicalis,* Fig. 100 *nb*). Dieser ist vom Darmblatt umschlossen, hängt durch einen dünnen Stiel, den Dottergang (*Ductus vitellinus*) mit dem mittleren Theile des Darmrohres zusammen, und wird schliesslich bei den meisten Wirbelthieren vollständig in letzteres aufgenommen (*H*). Die Stelle, an welcher dies geschieht und wo der Darm sich zuletzt schliesst, ist der Darmnabel. Bei den Säugethieren, wo der Rest des Dottersackes ausserhalb liegen bleibt und verkümmert, durchbohrt der Dottergang bis zuletzt die äussere Bauchwand. Bei der Geburt reisst der „Nabelstrang" hier ab und die Verschlussstelle bleibt als „Hautnabel" in der äusseren Haut zeitlebens bestehen.

Indem nun die frühere Keimesgeschichte der höheren Wirbelthiere, vorzugsweise auf das Hühnchen gestützt, den Gegensatz zwischen Keim (oder Bildungsdotter) und Nahrungsdotter (oder Dottersack) als einen ursprünglichen betrachtete, musste sie auch die flache, blattförmige Anlage der Keimscheibe als die ursprüngliche Keimform ansehen, und das Hauptgewicht darauf legen, dass aus diesen flachen Keimblättern durch Krümmung hohle Rinnen und durch Verwachsung ihrer Ränder geschlossene Röhren würden.

Diese Auffassung, welche die ganze Darstellung der Keimesgeschichte der höheren Wirbelthiere bis vor zwanzig Jahren beherrschte, war grundfalsch. Denn die Gastraea-Theorie, die hier ihre volle Bedeutung entfaltet, belehrt uns, dass das wahre Sachverhältniss ursprünglich gerade umgekehrt ist. Die becherförmige Gastrula, in deren Körperwand die beiden primären Keimblätter

von Anfang an als geschlossene Röhren auftreten, ist die ursprüngliche Keimform der sämmtlichen Wirbelthiere, wie der sämmtlichen wirbellosen Metazoen; und die flache Keimscheibe mit ihren oberflächlich ausgebreiteten Keimblättern ist eine spätere, secundäre Keimform, entstanden durch die cenogenetische Aus-

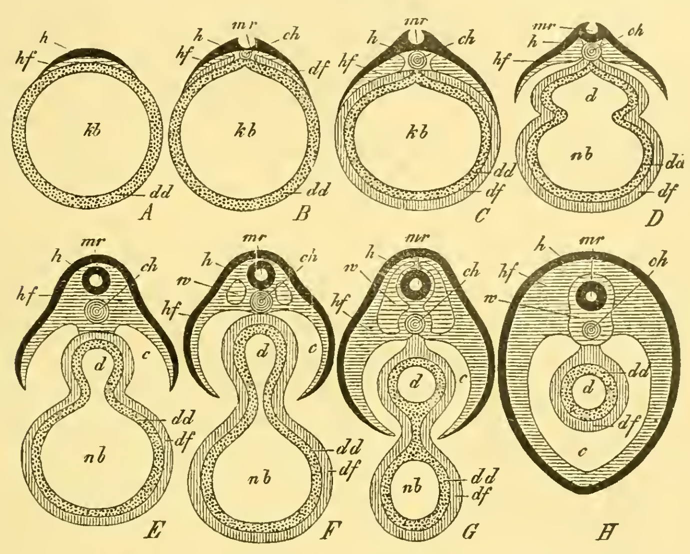


Fig. 100. **Abschnürung des scheibenförmigen Säugethier-Keims vom Dottersack, im Querschnitt** (schematisch). *A.* Die Keimscheibe (*h*, *hf*) liegt flach an einer Seite der Keimdarmblase (*kb*). *B.* In der Mitte der Keimscheibe tritt die Markfurche (*mr*) und darunter die Chorda auf (*ch*). *C.* Das Darmfaserblatt (*df*) hat das Darmdrüsenblatt (*dd*) rings umwachsen. *D.* Hautfaserblatt (*hf*) und Darmfaserblatt (*df*) trennen sich in der Peripherie; der Darm (*d*) beginnt sich von dem Dottersack oder der Nabelblase (*nb*) abzuschnüren. *E.* Das Markrohr (*mr*) ist geschlossen; die Leibeshöhle (*c*) beginnt sich zu bilden. *F.* Die Urwirbel (*w*) sondern sich; der Darm (*d*) ist fast ganz geschlossen. *G.* Die Urwirbel (*w*) beginnen Markrohr (*mr*) und Chorda (*ch*) zu umwachsen; der Darm (*d*) ist von der Nabelblase (*nb*) abgeschnürt. *H.* Die Wirbel (*w*) haben Markrohr (*mr*) und Chorda umwachsen; die Leibeshöhle (*c*) ist geschlossen, die Nabelblase verschwunden. Amnion und seröse Hülle sind weggelassen.
Die Buchstaben bedeuten überall dasselbe: *h* Hornplatte. *mr* Markrohr. *hf* Hautfaserblatt. *w* Urwirbel. *ch* Chorda. *c* Leibeshöhle oder Coelom. *df* Darmfaserblatt. *dd* Darmdrüsenblatt. *d* Darmhöhle. *nb* Nabelblase.

bildung des grossen Nahrungsdotters, und die nachträgliche allmähliche Ausbreitung der Keimblätter auf seiner Oberfläche. Die thatsächlich eintretende Krümmung dieser Keimblätter und ihre Verwachsung zu Röhren ist demnach kein ursprünglicher, primärer, sondern ein viel späterer, tertiärer Entwickelungs-Vorgang. In der Phylogenie der Wirbelthier-Keimung würden somit folgende drei historische Stufen der Keimes-Entwickelung zu unterscheiden sein:

A. Erste Stufe: **Primärer** (palingenetischer) Vorgang der Keimbildung.	B. Zweite Stufe: **Secundärer** (cenogenetischer) Vorgang der Keimbildung.	C. Dritte Stufe: **Tertiärer** (cenogenetischer) Vorgang der Keimbildung.
Die Keimblätter bilden von Anfang an geschlossene Röhren, indem die einblättrige Hohlkugel (Blastula) durch Einstülpung in die zweiblättrige Gastrula verwandelt ist. Kein Nahrungsdotter. (*Amphioxus.*)	Die Keimblätter breiten sich blattförmig aus, indem sich im ventralen Entoderm Nahrungsdotter anhäuft und aus der Mitte des Darmrohres ein grosser Dottersack entwickelt. (*Amphibien.*)	Die Keimblätter bilden eine flache Keimscheibe, deren Ränder sich gegen einander krümmen, zu einer geschlossenen Röhre verwachsen und vom ventralen Dottersack abschnüren. (*Amnioten.*)

Da diese Auffassung, eine logische Folgerung der Gastraea-Theorie, durch die vergleichenden Untersuchungen der Gastrulation im letzten Decennium vollauf bestätigt worden ist, muss der bisher übliche Gang der Darstellung gerade umgekehrt werden. Der Dottersack ist dann nicht, wie bisher, in ursprünglichem Gegensatze zum Keime oder Embryo zu behandeln, sondern als ein wesentlicher Bestandtheil desselben, als ein Theil seines Darmrohres. Der Urdarm (*Progaster*) der Gastrula hat sich demnach bei den höheren Thieren in Folge der cenogenetischen Ausbildung des Nahrungsdotters in zwei verschiedene Theile gesondert: in den Dauerdarm oder Nachdarm (*Metagaster*) oder den sogenannten „bleibenden Darmcanal“ und in den Dottersack (*Lecithoma*) oder die sogenannte „Nabelblase“. Sehr klar wird das durch die vergleichende Ontogenie der Fische und Amphibien bewiesen. Denn hier unterliegt anfänglich noch der ganze Dotter der Furchung und bildet in der Ventral-Wand des Urdarms eine aus „Dotterzellen“ zusammengesetzte „Dotterdrüse“. Später wird er aber so gross, dass ein Theil des Dotters ungefurcht bleibt und in dem ausserhalb abgeschnürten Dottersack aufgezehrt wird.

Wenn wir die Keimesgeschichte des Amphioxus, des Frosches, des Hühnchens und des Kaninchens vergleichend studiren (Taf. II, III), so kann nach meiner Ueberzeugung über die Berechtigung dieser, seit 20 Jahren von mir vertretenen Auffassung kein Zweifel mehr sein. Demnach werden wir im Lichte der Gastraea-Theorie unter allen Wirbelthieren einzig und allein die Bildungs-Verhältnisse des Amphioxus als die ursprünglichen, von der palingenetischen Keimungsform nur wenig abweichenden zu betrachten haben. Bei den Cyclostomen und beim Frosche sind diese

Verhältnisse im Ganzen noch mässig cenogenetisch abgeändert, sehr stark dagegen beim Hühnchen und am stärksten beim Kaninchen. In der Glocken-Gastrula des Amphioxus, wie in der Hauben-Gastrula des Petromyzon und des Frosches liegen die Keimblätter von Anfang an als geschlossene Röhren oder Blasen vor (Taf. II, Fig. 6, 11). Hingegen tritt der Keim des Hühnchens (am frisch gelegten, noch nicht bebrüteten Ei) als flache kreisrunde Scheibe auf, und es war nicht leicht, die wahre Gastrula-Natur dieser Keimscheibe zu erkennen; RAUBER und GOETTE haben diese schwierige Aufgabe zuerst gelöst. Indem die Scheiben-Gastrula den colossalen kugeligen Dotter umwächst, und indem sich dann der „Nachdarm" oder bleibende Darm von dem aussen befindlichen Dottersack abschnürt, begegnen wir allen den Vorgängen, die wir in Fig. 100 schematisch dargestellt haben; Vorgänge, welche bisher als Hauptacte betrachtet wurden, während sie eigentlich nur Nebenacte sind.

Höchst verwickelt und eigenthümlich gestalten sich die entsprechenden Vorgänge der Keimung bei den Säugethieren. Sie sind hier früher ganz unrichtig beurtheilt worden; erst die 1875 veröffentlichten Untersuchungen von EDUARD VAN BENEDEN[69]), und die nachfolgenden Beobachtungen von SELENKA, KUPFFER, RABL u. A. haben darüber Licht verbreitet, und uns gestattet, dieselben mit den Principien der Gastraea-Theorie in Einklang zu bringen und auf die Keimung der niederen Wirbelthiere zurückzuführen. Obgleich nämlich im Ei der Säugethiere gar kein selbstständiger, vom Bildungsdotter getrennter Nahrungsdotter existirt, und obgleich demgemäss ihre Furchung eine totale ist, so bildet sich dennoch bei den daraus entstehenden Embryonen ein grosser „Dottersack" (*Lecithoma*), und der sogenannte „eigentliche Keim" breitet sich auf dessen Oberfläche blattförmig aus, wie bei den Reptilien und Vögeln, die einen grossen Nahrungsdotter und partielle Furchung besitzen. Wie bei den letzteren, schnürt sich auch bei den Säugethieren die flache, blattförmige „Keimscheibe" (*Blastodiscus*) vom Dottersacke ab, ihre Ränder krümmen sich gegen einander und verwachsen zu Röhren.

Wie ist nun dieser auffallende Widerspruch zu erklären? Nur durch höchst eigenthümliche und sonderbare, cenogenetische Modificationen der Keimung, deren eigentliche Ursachen in der abgeänderten Brutpflege der Säugethiere liegen. Offenbar hängen dieselben damit zusammen, dass die Vorfahren der lebendig gebärenden Säugethiere eierlegende Amnionthiere waren und erst allmählich die Sitte des Lebendig-Gebärens annahmen. Darüber

kann kein Zweifel mehr sein, seitdem (1884) nachgewiesen wurde, dass selbst heute noch die Monotremen, die niedersten und ältesten Säugethiere, Eier legen (vergl. S. 206). Ihre nächsten Nachkommen, die Beutelthiere, gewöhnten sich daran, die Eier bei sich zu behalten und in ihrem Eileiter auszubilden; dieser wurde dadurch zum Fruchtbehälter (Uterus). Eine ernährende Flüssigkeit, welche von der Wand des letzteren abgeschieden wurde und durch die Wand der Keimblase durchschwitzte, diente nunmehr zur Ernährung des Keimes und verdrängte den Nahrungsdotter, an dessen Stelle sie trat. So wurde der ursprüngliche Nahrungsdotter der meroblastischen Monotremen allmählich rückgebildet und verschwand zuletzt so vollständig, dass die partielle Eifurchung bei ihren Nachkommen, den übrigen Säugethieren, wieder in die totale überging. Aus der *Discogastrula* der ersteren wurde die eigenthümliche *Epigastrula* der letzteren.

Nur durch diese phylogenetische Auffassung wird die Bildung und Entwickelung der eigenthümlichen, früher ganz irrig gedeuteten Keimblase der Säugethiere verständlich. Dieser blasen-

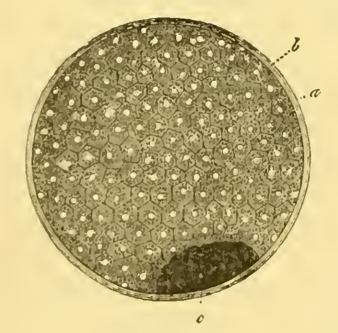


Fig. 101.

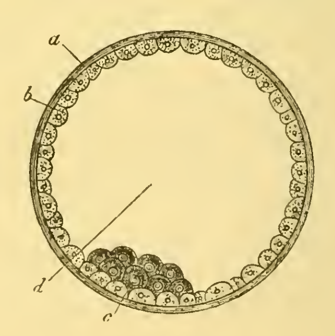


Fig. 102.

Fig. 101. **Die Keimdarmblase** (*Blastocystis* oder *Gastrocystis*) vom Kaninchen (sogenannte „Keimblase" oder *Vesicula blastodermica* der Autoren) *a* Aeussere Eihülle (*Ovolemma*). *b* Hautblatt oder Exoderm, die gesammte Wand der Keimdotterblase bildend. *c* Haufen von dunkeln Zellen, das Darmblatt oder Entoderm darstellend.

Fig. 102. **Dieselbe Keimdarmblase** im Durchschnitt. Buchstaben wie in Fig. 101. *d* Hohlraum der Keimdarmblase. Nach BISCHOFF.

förmige Zustand des Säugethierkeims ist schon vor 200 Jahren (1677) von REGNER DE GRAAF entdeckt worden. Derselbe fand im Fruchtbehälter des Kaninchens vier Tage nach der Befruchtung kleine, kugelige, frei liegende, wasserhelle Bläschen, die eine doppelte Hülle hatten. Aber GRAAF's Darstellung fand keine Anerkennung. Erst im Jahre 1827 wurden diese Bläschen von BAER wieder ent-

deckt und darauf von Bischoff 1842 beim Kaninchen genauer beschrieben (Fig. 101, 102). Man findet sie beim Kaninchen, beim Hunde und anderen kleinen Säugethieren schon wenige Tage nach der Begattung im Fruchtbehälter (Uterus oder Gebärmutter). Es werden nämlich die reifen Eier der Säugethiere, nachdem sie aus dem Eierstock ausgetreten sind, entweder schon hier oder gleich darauf im Eileiter durch die eingedrungenen, beweglichen Spermazellen befruchtet [92]). (Ueber Fruchtbehälter und Eileiter vergl. den XXIX. Vortrag.) Innerhalb des Eileiters geschieht die Furchung und die Ausbildung der Gastrula. Entweder schon hier im Eileiter, oder erst nachdem die Gastrula des Säugethieres in den Fruchtbehälter eingetreten ist, verwandelt sie sich in die kugelige Blase, welche Fig. 101 von der Oberfläche, Fig. 102 im Durchschnitt zeigt. Die äussere dicke, structurlose Hülle, welche dieselbe umgiebt, ist die veränderte ursprüngliche Eihülle (*Ovolemma* oder *Zona pellucida*), verbunden mit einer Eiweissschicht, welche sich äusserlich angelagert hat. Wir nennen diese Hülle von jetzt an die äussere Eihaut, das primäre *Chorion* oder Prochorion (*a*). Die davon umschlossene eigentliche Wand der Blase besteht aus einer einfachen Schicht von Exoderm-Zellen (*b*), welche durch gegenseitigen Druck abgeplattet, meist sechseckig sind; durch ihr feinkörniges Protoplasma schimmert ein heller Kern hindurch (Fig. 103). An einer Stelle (*c*) dieser Hohlkugel liegt innen eine kreisrunde Scheibe an, aus dunkleren und weicheren, mehr rundlichen Zellen gebildet, den trübkörnigen Entoderm-Zellen (Fig. 104).

Fig. 103. Vier Exoderm-Zellen von der Keimdarmblase des Kaninchens.

Fig. 104. Zwei Entoderm-Zellen von der Keimdarmblase des Kaninchens.

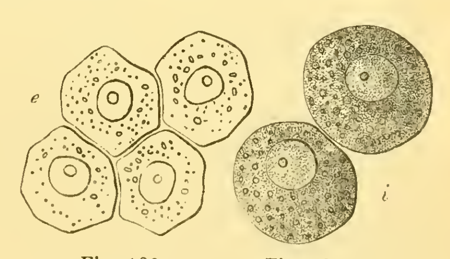


Fig. 103. Fig. 104.

Die charakteristische Keimform, welche das entstehende Säugethier jetzt besitzt, ist bisher gewöhnlich als „Keimblase" (Bischoff), „sackförmiger Keim" (Baer), „bläschenförmige Frucht" oder „Keimhautblase" bezeichnet worden (*Vesicula blastodermica* oder kurz *Blastosphaera*). Die Wand der Hohlkugel, welche aus einer einzigen Schicht von Zellen besteht, nannte man „Keimhaut" oder *Blastoderma*, und hielt sie für gleichbedeutend mit der gleichnamigen

Zellenschicht, welche die Wand der echten Keimhautblase oder *Blastula* beim Amphioxus (Taf. II, Fig. 4) und bei sehr vielen wirbellosen Thieren bildet (z. B. bei Monoxenia, Fig. 29, *F*, *G*). Allgemein galt früher diese echte Keimhautblase für gleichwerthig oder homolog der Keimblase der Säugethiere. Das ist aber durchaus nicht der Fall! Die sogenannte „Keimblase der Säugethiere“ und die echte Keimhautblase des Amphioxus und vieler Wirbellosen sind gänzlich verschiedene Keimzustände. Die letztere (*Blastula*) ist palingenetisch und geht der Gastrulabildung voraus! Die erstere (*Vesicula blastodermica*) hingegen ist cenogenetisch und folgt der Gastrulabildung nach! Die kugelige Wand der Blastula ist eine echte Keimhaut (*Blastoderma*) und besteht aus lauter gleichartigen Zellen (Blastoderm-Zellen); sie ist noch nicht in die beiden primären Keimblätter differenzirt. Die kugelige Wand der Säugethier-„Keimblase“ ist hingegen das differenzirte Hautblatt (*Exoderma*), und an einer Stelle liegt demselben innen eine kreisrunde Scheibe von ganz verschiedenen Zellen an: das Darmblatt (*Entoderma*). Der kugelige, mit klarer Flüssigkeit gefüllte Hohlraum im Innern der echten Blastula ist die Furchungshöhle. Hingegen der ähnliche Hohlraum im Inneren der Säugethier-Keimblase ist die Dottersackhöhle, die mit der sich bildenden Darmhöhle zusammenhängt. Diese „Urdarmhöhle“ geht bei den Säugethieren unmittelbar in die Furchungshöhle über, in Folge der eigenthümlichen cenogenetischen Abänderungen ihrer Gastulation, welche wir früher betrachtet haben (vergl. den IX. Vortrag, S. 209).

Aus allen diesen Gründen ist es durchaus nothwendig, die secundäre „Keimdarmblase“ der Säugethiere (*Gastrocystis* oder *Blastocystis*) als einen eigenthümlichen, nur dieser Thierklasse zukommenden Keimzustand anzuerkennen und von der primären „Keimhautblase“ (*Blastula*) des Amphioxus und der Wirbellosen scharf zu unterscheiden. Die Wand dieser „Keimdarmblase“ der Säugethiere besteht aus zwei verschiedenen Theilen. Der weitaus grössere Theil ist einschichtig, bloss aus dem Exoderm gebildet. Den kleineren Theil, nämlich die kreisrunde Scheibe, welche aus beiden primären Keimblättern gebildet ist, kann man mit Van Beneden Keimdarmscheibe (*Gastrodiscus*) nennen. Bei vielen Säugethieren stellt sich schon frühzeitig eine Art Häutung der Epigastrula ein. Das primäre Exoderm ist theilweise vergänglich (eine vorübergehende „Umhüllungshaut“ oder „Rauber’sche Deck-

schicht"), und wird ersetzt durch ein secundäres Exoderm, welches vom Rande der Keimdarmscheibe aus sich entwickelt.

Der kleine, kreisrunde, weissliche und trübe Fleck, den diese „Keimdarmscheibe" an einer Stelle der Oberfläche der hellen und durchsichtigen, kugeligen „Keimdarmblase" bildet, ist den Naturforschern schon seit langer Zeit bekannt und mit der „Keimscheibe" der Vögel und Reptilien verglichen worden. Bald ist sie demnach geradezu „Keimscheibe" (*Discus blastodermicus*) genannt worden, bald Embryonalfleck, („*Tache embryonnaire*"), gewöhnlich Fruchthof (*Area germinativa*). Von diesem Fruchthofe geht die weitere Entwickelung des Keimes zunächst aus. Hingegen wird der grössere Theil der Keimdarmblase der Säugethiere nicht zur Bildung des späteren Körpers direct verwendet, sondern zur Bildung der vorübergehenden „Nabelblase". Von dieser schnürt sich der Embryo-Körper um so mehr ab, je mehr er auf ihre Kosten wächst und sich ausbildet; beide bleiben nur noch durch den Dottergang (den Stiel des Dottersackes) verbunden; und dieser unterhält die unmittelbare Communication zwischen der Höhle der Nabelblase und der sich bildenden Darmhöhle (Fig. 100).

Der Fruchthof oder die Keimdarm-Scheibe der Säugethiere besteht anfänglich (gleich der Keimscheibe der Vögel und Reptilien) bloss aus den beiden primären Keimblättern, Exoderm und Entoderm. Sehr bald aber tritt in der Mitte der kreisrunden Scheibe zwischen beiden eine dritte Zellenschicht auf, die Anlage des Mittelblattes oder Faserblattes (*Mesoderma*). Dieses „mittlere Keimblatt" besteht, wie wir im X. Vortrage gezeigt haben, von Anfang an aus zwei getrennten epithelialen Lamellen, aus den beiden Blättern der Coelom-Taschen (parietalem und visceralem, vergl. S. 241). Nur sind diese beiden dünnen Mittelblätter bei allen Amnioten (in Folge der mächtigen Dotterbildung) so fest aufeinander gepresst, dass sie ein scheinbar einfaches Mittelblatt vorspiegeln. Eigentlich ist also bei allen Amnioten die Mitte des Fruchthofs bereits aus vier Keimblättern zusammengesetzt, aus den beiden Grenzblättern (oder primären Keimblättern) und den dazwischen liegenden beiden Mittelblättern (Fig. 93, 94). Diese vier secundären Keimblätter sind deutlich zu unterscheiden, sobald am hinteren Rande des Fruchthofs die sogenannte Sichelrinne (oder „Keimsichel") sichtbar wird. In der Peripherie besteht der Fruchthof der Säugethiere nur aus zwei Keimblättern; die übrige Wand der Keimdarmblase besteht anfänglich bloss aus einem einzigen, dem äusseren Keimblatte.

Nunmehr wird aber die ganze Wand der Keimdarmblase doppelschichtig. Während nämlich die Mitte des Fruchthofes sich durch die Zellenwucherung der Mittelblätter mächtig verdickt, breitet sich gleichzeitig das innere Keimblatt aus und wächst allseitig am Rande der Scheibe weiter. Ueberall eng an dem äusseren Keimblatte anliegend, wächst es an dessen innerer Fläche allenthalben herum, überzieht zuerst die obere, dann die untere Halbkugel der Innenfläche und kommt endlich in der Mitte der letzteren unten zum Verschluss (vergl. Fig. 105—109). Die Wand der Keimdarmblase besteht demnach jetzt überall aus zwei Zellenschichten: Exoderm aussen, Entodem innen. Nur in der Mitte des kreisrunden Fruchthofes, welcher durch Wucherung der Mittelblätter immer dicker wird, besteht dieselbe aus allen vier Keimblättern. Gleichzeitig lagern sich auf der Oberfläche der äusseren Eihaut, des Ovolemma oder Prochorion, welches sich von der Keimdarmblase abgehoben hat, kleine structurlose Zotten oder Wärzchen ab (Fig. 107—109 *a*).

Wir können nun zunächst sowohl die äussere Eihaut als auch den grössten Theil der Keimblase ausser Acht lassen und wollen unsere ganze Aufmerksamkeit dem Fruchthofe und der vierblättrigen Keimscheibe zuwenden. Denn in dieser allein treten zunächst die wichtigsten Veränderungen auf, welche die Sonderung der ersten Organe zur Folge haben. Es ist dabei ganz gleichgültig, ob wir den Fruchthof des Säugethieres (z. B. des Kaninchens) oder die Keimscheibe eines Vogels oder eines Reptils (z. B. Eidechse oder Schildkröte) untersuchen. Denn bei allen Gliedern der drei höheren Wirbelthierklassen, die wir als Amnioten zusammenfassen, sind die zunächst auftretenden Keimungs-Vorgänge im Wesentlichen ganz gleich. Der Mensch verhält sich darin nicht anders, als das Kaninchen, der Hund, das Rind u. s. w.; und bei allen diesen Säugethieren erleidet der Fruchthof im Wesentlichen dieselben Veränderungen, wie bei den Vögeln und Reptilien. Bei weitem am häufigsten und am genauesten sind dieselben beim Hühnchen verfolgt, weil wir uns bebrütete Hühner-Eier aus jeder Altersstufe und jederzeit in beliebiger Menge verschaffen können. Auch die kreisrunde Keimscheibe des Hühnchens geht unmittelbar nach Beginn der Bebrütung (innerhalb weniger Stunden) aus dem zweiblättrigen Zustand in den vierblättrigen über, indem sich von der Primitivrinne aus zwischen Exoderm und Entoderm das zweiblättrige Mesoderm entwickelt (Fig. 89—92).



Fig. 105.



Fig. 106.



Fig. 107.



Fig. 108.



Fig. 109.

Fig. 105. **Kaninchen-Ei** aus dem Fruchtbehälter, von 4 Millimeter Durchmesser. Die Keimdarmblase (*b*) hat sich etwas von der glatten äusseren Eihülle oder dem Ovolemma (*a*) zurückgezogen. In der Mitte der Keimhaut ist die kreisrunde Keimscheibe (Blastodiscus, *c*) sichtbar, an deren Rande (bei *d*) sich die innere Schicht der Keimblase bereits auszubreiten beginnt. (Fig. 105—109 nach Bischoff.)

Fig. 106. **Dasselbe Kaninchen-Ei**, von der Seite gesehen (im Profil). Buchstaben wie bei Fig. 105.

Fig. 107. **Kaninchen-Ei** aus dem Fruchtbehälter, von 6 Mm Durchmesser. Die Keimhaut ist bereits in grosser Ausdehnung doppelschichtig (*b*). Die äussere Eihülle (*Ovolemma*) wird zottig oder warzig (*a*).

Fig. 108. **Dasselbe Kaninchen-Ei**, von der Seite gesehen (im Profil). Buchstaben wie bei Fig 107.

Fig. 109. **Kaninchen-Ei** aus dem Fruchtbehälter, von 8 Mm. Durchmesser. Die Keimhautblase ist bereits fast ganz doppelschichtig (*k*), nur unten (bei *d*) noch einschichtig.

Die erste Veränderung der kreisrunden Keimscheibe des Hühnchens besteht nun darin, dass die Zellen an ihrem Randtheile ringsum sich rascher vermehren und in ihrem Protoplasma sich dunklere Körnchen ansammeln. Dadurch entsteht ein dunklerer Ring, der sich mehr oder weniger scharf von der helleren Mitte der Keimscheibe absetzt (Fig. 110). Letztere bezeichnen wir von jetzt an als hellen Fruchthof (*Area pellucida*), den dunkleren Ring als dunkeln Fruchthof (*Area opaca*). (Bei auffallendem Licht, wie in Fig. 110—112, erscheint umgekehrt der helle Fruchthof

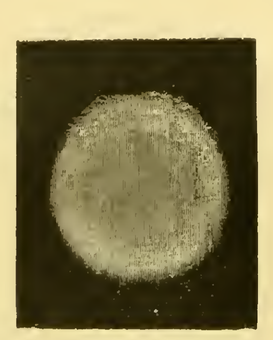


Fig. 110.



Fig. 111.

Fig. 110. **Kreisrunder Fruchthof des Kaninchens**, gesondert in den centralen hellen Fruchthof (*Area pellucida*) und den peripherischen dunklen Fruchthof (*Area opaca*). Wegen des durchschimmernden dunklen Grundes erscheint der helle Fruchthof dunkler.

Fig. 111. **Ovaler Fruchthof**, aussen der trübe weissliche Saum des dunklen Fruchthofs.

dunkel, weil der dunkle Grund mehr durchschimmert; dagegen erscheint der dunkle Fruchthof mehr weisslich.) Die kreisrunde Gestalt des Fruchthofes geht nunmehr in eine elliptische und gleich darauf in eine ovale über (Fig. 111, 112). Das eine Ende erscheint breiter und mehr stumpf abgerundet, das andere schmaler und mehr spitz; ersteres entspricht dem vorderen, letzteres dem hinteren Theile des späteren Körpers. Damit ist schon die charakteristische, zweiseitige oder bilaterale Grundform des Körpers angedeutet, der Gegensatz von Vorn und Hinten, von Rechts und Links. Deutlicher wird dieselbe bald durch den medianen Primitivstreif, der am hinteren Ende auftritt.

Frühzeitig erscheint in der Mitte des hellen Fruchthofes ein trüber Fleck, der ebenfalls aus der kreisrunden Form bald in die länglich-runde oder ovale Gestalt übergeht. Anfangs ist diese

schildförmige Trübung nur sehr zart, kaum bemerkbar; bald aber grenzt sie sich deutlicher ab und tritt nunmehr als ein länglichrunder oder ovaler Schild vor, von zwei Ringen oder Höfen umgeben (Fig. 112). Der innere hellere Ring ist der Rest des hellen Fruchthofes, der äussere dunklere Ring ist der dunkle Fruchthof; der trübe schildförmige Fleck selbst aber ist die erste Anlage der Rückentheile des Embryo. Wir bezeichnen ihn kurz als Keimschild (*Embryaspis*) oder Rückenschild (*Notaspis*)[94]. Remak hat ihn „Doppelschild" genannt, weil er durch eine schildförmige Verdickung des äusseren und des mittleren Keimblattes entsteht. In den meisten Schriften wird dieser Keimschild als „die erste Keimanlage oder Embryonal-Anlage", als „Urkeim" oder „die erste Spur des Embryo" beschrieben. Aber diese Bezeichnung, die sich auf die Autoritäten von Baer und Bischoff stützt, ist irrthümch. Denn in Wahrheit besteht ja der Keim oder Embryo schon in der Stammzelle, in der Gastrula und in allen folgenden Keimzuständen. Hingegen ist der Keimschild bloss die erste Anlage der am frühesten sich besonders ausprägenden Rückentheile.

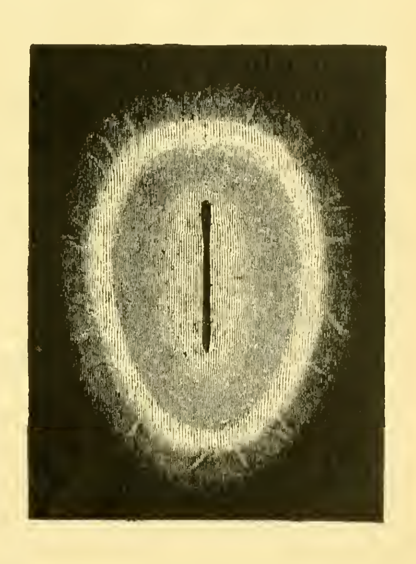


Fig. 112. **Ovale Keimscheibe des Kaninchens**, ungefähr 10mal vergröss. Da die zarte, halb durchscheinende Keimscheibe auf schwarzem Grunde liegt, so erscheint der helle Fruchthof als ein dunklerer Ring, hingegen der (nach aussen davon gelegene) dunkle Fruchthof als ein weisser Ring. Weisslich erscheint auch der in der Mitte gelegene ovale Keimschild, in dessen Axe die dunkle Markfurche sichtbar ist. (Nach Bischoff.)

Da die alten Bezeichnungen „Embryonal-Anlage und Fruchthof" in vielfach verschiedenem Sinne gebraucht werden und dadurch eine verhängnissvolle Verwirrung in der ontogenetischen Litteratur entstanden ist, müssen wir hier ausdrücklich die eigentliche Bedeutung dieser wichtigen Keimtheile bei den Amnioten erläutern. Schon vor vierzig Jahren hat Remak (§ 12) darauf hingewiesen, dass es ganz falsch ist, den Keimschild oder „Baerschen Schild" als den „zukünftigen Embryo" oder „die erste Spur des Embryo" zu bezeichnen. Denn schon die primären Keim-

blätter bilden die wahre „Embryonal-Anlage". Trotzdem hat sich jene ältere eigenthümliche Bezeichnung, Dank der grossen Autorität von Baer und Bischoff, vielfach bis in die neueste Zeit erhalten. So sagt z. B. Kölliker, einer der angesehensten und einflussreichsten Embryologen, noch in der neuesten Auflage seiner „Entwickelungsgeschichte des Menschen" (1884, S. 29, 88): „In der Mitte des hellen Fruchthofes (vom Hühnchen) treten erst später die ersten Spuren des Embryo auf"; und in der Keimblase des Kaninchens „erscheint da, wo dieselbe dreiblätterig ist, ein weisser, runder, undurchsichtiger Fleck, der Embryonalfleck (*Area embryonalis*), der nichts Anderes ist, als die erste Anlage des Embryo". Die Missverständnisse, die sich an diese und ähnliche Auffassungen knüpfen, haben viele und schwere Irrthümer in der Deutung der embryonalen Bildungs-Verhältnisse herbeigeführt. Diesen gegenüber muss ich ausdrücklich folgende Sätze hervorheben: 1. die sogenannte „erste Spur des Embryo" der Amnioten, oder der Keimschild (*Embryaspis*), in der Mitte des hellen Fruchthofs, beruht nur auf frühzeitiger Sonderung und Ausbildung der mittleren Rückentheile; 2. daher ist die passendste Bezeichnung für dieselbe der Ausdruck Rückenschild (*Notaspis*), den ich schon vor langer Zeit dafür vorgeschlagen habe; 3. der Fruchthof (*Area germinativa* oder *Area embryonalis*), in dem frühzeitig die ersten embryonalen Blutgefässe auftreten, steht nicht als äusserer „Hof" im Gegensatz zu dem „eigentlichen Embryo", sondern er ist ein Theil desselben; 4. ebenso ist auch der Dottersack oder die Nabelblase (der „Rest der Keimblase") kein fremder äusserer Anhang des Embryo, sondern ein äusserlich gelegener Theil seines Urdarms, eine embryonale „Darmdrüse"; 5. der Rückenschild schnürt sich allmählich von dem Fruchthof und Dottersack ab, indem seine Ränder nach unten wachsend sich gegen einander krümmen und zu Bauchplatten (*Laminae ventrales*) ausdehnen; 6. der Dottersack und die Gefässe des Fruchthofs, welche sich bald auf seiner ganzen Oberfläche ausbreiten, sind demnach Embryorgane oder „vergängliche Embryonal-Theile", die nur vorübergehende Bedeutung für die Ernährung des keimenden späteren Leibes besitzen letzterer kann im Gegensatze dazu als Dauerleib (*Menosoma*) bezeichnet werden.

Die Beziehung dieser cenogenetischen Bildungs-Verhältnisse der Amnioten zu den palingenetischen Keimungs-Formen der älteren amnionlosen Wirbelthiere lässt sich in folgendem Satze zusammenfassen: Die ursprüngliche Gastrula, welche bei den Acraniern,

Cyclostomen und Amphibien vollständig in den Keimleib übergeht, sondert sich bei den Amnioten frühzeitig in zwei Theile: in den Keimschild (*Embryaspis*), welcher die dorsale Anlage des Dauerleibes (*Menosoma*) darstellt, und in die vergänglichen Embryonal-Organe des Fruchthofs und seiner Blutgefässe, welche bald den ganzen Dottersack umwachsen. Die Verschiedenheiten, welche die verschiedenen Klassen des Wirbelthier-Stammes in diesen wichtigen Keimungs-Verhältnissen zeigen, lassen sich nur dann völlig verstehen, wenn wir gleichzeitig einerseits ihre phylogenetischen Beziehungen ins Auge fassen, anderseits die cenogenetischen Veränderungen der Keim-Anlagen, welche durch die wechselnde Brutpflege, die bald zunehmende, bald abnehmende Masse des Nahrungsdotters herbeigeführt wurden.

Die wiederholte Erwerbung und der wiederholte Verlust des Nahrungsdotters machen sich hier als sehr wichtige cenogenetische Vorgänge in der Stammesgeschichte der Wirbelthiere geltend. Niemand hat dieselben neuerdings klarer beurtheilt und richtiger geschildert, als Carl Rabl in seiner ausgezeichneten „Theorie des Mesoderms". Er betont mit vollem Rechte, dass „die Eier ihre Stammesgeschichte ebenso gut wie die ausgebildeten Formen haben", und unterscheidet unter den Eiern der Wirbelthiere: 1. primär dotterarme (Acranier und Cyclostomen), 2. primär dotterreiche (Selachier), 3. secundär dotterarme (Ganoiden und Amphibien), 4. secundär dotterreiche (Teleostier, Reptilien, Vögel, Monotremen), 5. tertiär dotterarme (Didelphe und placentale Säugethiere).

Die Veränderungen, welche diese wiederholte Zunahme und Abnahme der ernährenden Dottermasse in der Form der Gastrula und besonders in der Lage und Gestalt des Urmundes herbeiführte, haben wir bereits im IX. Vortrage besprochen, als wir die verschiedenen Formen der Gastrulation im Wirbelthier-Stamme verglichen. Der Urmund oder das Prostoma ist ursprünglich eine einfache, kreisrunde Oeffnung am Aboral-Pol der Längsaxe; seine dorsale Lippe liegt oben, die ventrale unten. Beim holoblastischen Amphioxus ist der Urmund ein wenig excentrisch, auf die Rückenseite verschoben (S. 168, Fig. 39). Die Oeffnung erweitert sich mit dem Wachsthum des Nahrungsdotters bei den Cyclostomen und Ganoiden; bei den Stören liegt sie fast am Aequator des kugeligen Eies, die Bauchlippe (*a*) vorn, die Rückenlippe (*b*) hinten (Fig. 113 *B*). Bei der weitmündigen, kreisrunden Scheiben-Gastrula der Selachier oder Urfische, die sich ganz flach auf

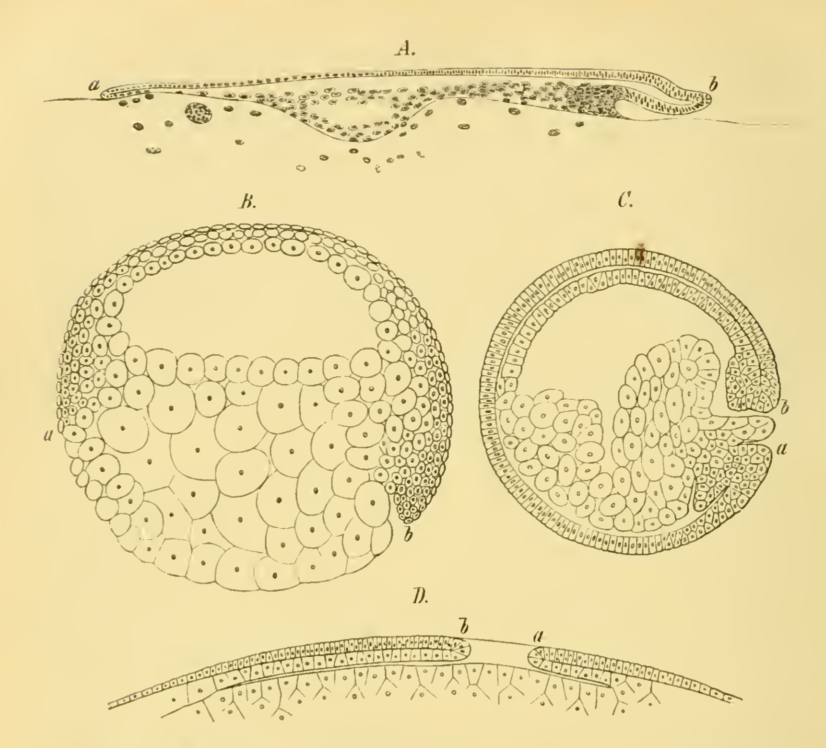


Fig. 113. **Medianer Längsschnitt durch die Gastrula von vier Wirbelthieren.** Nach Rabl. *A* Discogastrula eines Haifisches (*Pristiurus*). *B* Amphigastrula eines Störfisches (*Accipenser*). *C* Amphigastrula eines Amphibiums (*Triton*). *D* Epigastrula eines Amnioten (Schema). *a* ventrale, *b* dorsale Lippe des Urmundes.

dem mächtigen Nahrungsdotter ausbreitet, erscheint der vordere Halbkreis der Scheiben-Peripherie als ventrale, der hintere als dorsale Lippe (Fig. 113 *A*). Auf dem Wege von den discoblastischen Selachiern zu den amphiblastischen Amphibien nimmt die Masse des Nahrungsdotters wieder so sehr ab, dass er der totalen Furchung unterliegt. Der Urmund wird hier wieder klein und eng (Fig. 113 *C*, *ab*); er erscheint durch den Dotterpfropf verstopft, liegt auf der Grenze von Rückenfläche und Bauchfläche des Keimes (am Aboral-Pol seiner Aequatorial-Axe) und zeigt daher wiederum eine obere dorsale und untere ventrale Lippe (*a*, *b*). Eine neue (secundäre) Ausbildung von mächtigem Nahrungsdotter erfolgte wiederum bei den Stammformen der Amnioten, den aus Amphibien hervorgegangenen Protamnioten oder Proreptilien (Fig. 113 *D*). Die Anhäufung der Dottermassen geschah aber hier nur in der Bauchwand des Urdarms, so dass der hinten gelegene

enge Urmund nach oben gedrängt wurde, und als spaltförmige „Primitiv-Rinne“ auf den Rücken der scheibenförmigen „*Epigastrula*“ zu liegen kam; nunmehr musste (umgekehrt wie bei den Selachiern, Fig. 113 *A*) die dorsale Lippe (*b*) vorn, die ventrale (*a*) hinten liegen (Fig. 113 *D*). Dieses Verhältniss vererbte sich von da auf alle Amnioten, gleichviel ob sie den grossen Nahrungsdotter beibehielten (Reptilien und Vögel) oder abermals rückbildeten (Säugethiere).

Diese phylogenetische Beurtheilung der Gastrulation und Coelomation, sowie ihre kritische Vergleichung bei den verschiedenen Wirbelthieren verbreitet klares und volles Licht über viele ontogenetische Erscheinungen, über welche noch vor zwanzig Jahren die unklarsten und verworrensten Vorstellungen herrschten. Insbesondere offenbart sich hier deutlich der hohe wissenschaftliche Werth des biogenetischen Grundgesetzes, der scharfen kritischen Trennung der palingenetischen und cenogenetischen Processe. Den Gegnern dieses Grundgesetzes bleibt daher auch die wahre Bedeutung jener auffallenden Erscheinungen völlig verschlossen. Erstaunliche Beispiele solchen Mangels an jedem tieferen Verständniss liefern noch in neuester Zeit namentlich Wilhelm His in Leipzig und Victor Hensen in Kiel. Trotzdem diese fleissigen Beobachter seit mehr als zwanzig Jahren mit der genauen Beschreibung ontogenetischer Thatsachen sich abmühen, sind ihnen dennoch deren phylogenetische Ursachen bis heute völlig verschlossen geblieben. Die angeblichen „mechanischen“ Erklärungen, welche sie zu Hülfe nehmen, sind völlig ungenügend (vergl. S. 55). Hier wie überall in der Keimesgeschichte finden wir den wahren Weg des Verständnisses nur durch die Stammesgeschichte.

Elfte Tabelle.

Uebersicht über die Zusammensetzung des Amnioten-Embryo aus Dauerleib (Menosoma) und vergänglichen Keimorganen (Embryorgana).

Bestandtheile erster Ordnung des Amnioten-Keims		Bestandtheile zweiter Ordnung.	Bestandtheile dritter Ordnung.
I. Dauerleib. **Menosoma.** — Derjenige (kleine) Theil des Amnioten-Keims (Mitteltheil der Keimscheibe oder Discogastrula), welcher sich zum bleibenden Körper entwickelt.	Keimschild **Embryaspis** = Embryonal-Fleck (*Area embryonalis*) oder „Embryonal-Anlage", oder „Erste Spur des Embryo". — (= Doppelschild [von REMAK] oder „BAER'scher Schild".)	I. A. Rückenleib (= Urwirbelplatten). **Episoma** = Stammzone (Rückenschild).	a. Hirnblase und Kopfplatten. b. Rückenmark und Urwirbelplatten. c. Chorda (axiales Entoderm)
		I. B. Bauchleib. (= Seitenplatten). **Hyposoma** = Parietalzone (Bauchplatten).	a. Bauchplatten (Parietale Seitenplatten, Somatopleura). b. Darmplatten (Viscerale Seitenplatten, Splanchnopleura).
II. Keimorgane. **Embryorgana.** — Derjenige (grosse) Theil des Amnioten-Keims, welcher keinen Antheil an der Zusammensetzung des bleibenden Körpers nimmt, sondern sich zu vorübergehenden sogenannten „extraembryonalen" Keim-Organen ausbildet.	II. A. Dottersack. **Lecithoma** *Saccus vitellinus.*	II. A 1. Fruchthof **Area germinativa** oder Gefässhof (*Area vasculosa*) II. A 2 Nabelblase **Vesica umbilicalis.**	a. Heller Fruchthof. *Area pellucida.* b. Dunkler Fruchthof. *Area opaca.* c. Dotter-Fruchthof. *Area vitellina.*
	II. B. Urharnsack. **Allantois** (= Harnblase der Amphibien).	II. B 1. Intrafötale Allantois. II. B 2. Extrafötale Allantois.	a. Harnblase (*Vesica urinaria*). b. Harngang. *Urachus.* c. Gefässkuchen. *Placenta.*
	II. C. Keimhüllen. **Embryolemma.**	II. C 1. **Amnion.** Wasserhaut. (Fruchtsack). II. C 2. **Serolemma.** Serumhaut („Seröse Hülle"), durch Zottenbildung übergehend in die Zottenhaut. **Chorion.**	C 1. Amnionhöhle (*Amniocoelon*). C 2. Serumhöhle. *Serocoelon.* (= Exocoeloma oder Interamnionhöhle, oder Extrafötal-Coelom).

Dreizehnter Vortrag.

Rückenleib und Bauchleib.

„Es mag bequemer sein, den altgewohnten Weg weiter zu wandeln, und in der zusammenhangslosen Einzelforschung die einzige wissenschaftliche Aufgabe zu sehen, in jener Häufung des thatsächlichen Materials, welches die Empirie seit langer Zeit anzusammeln begonnen hat. Diese Thatsachen bleiben aber unverwerthet, wenn sie nicht synthetisch erfasst und unter einander in logische Verbindungen gebracht werden. Dies geschieht durch die M o r p h o l o g i e. Sie zeigt der Anatomie die wechselseitigen Beziehungen der Organisationen, und lehrt sie in der Entwickelungsgeschichte die niederen Zustände erkennen, aus denen die höheren phylogenetisch hervorgingen.“

Carl Gegenbaur (1876).

Urmund oder Primitivrinne. Markfurche und Nervenrohr. Markdarmgang oder neurenterischer Canal. Sandalen-Form des Keimschildes. Episoma und Hyposoma, Stammzone und Parietalzone. Darmrohr und Nabelblase. Rückenwand und Bauchwand. Kopfdarm und Beckendarm.

Inhalt des dreizehnten Vortrages.

Entwickelung des Rückenschildes (Notaspis). Primitivrinne (Urmund) in der Hinterhälfte, Medullarrinne in der Vorderhälfte des Rückenschildes. Verbindung beider Median-Rinnen durch den Markdarmgang oder Urdarm-Nerven-Gang (Canalis neurentericus). Neuroporus. Die ovale Form des Keimschildes geht über in die Sandalen-Form. Sonderung von Rückenleib (Episoma oder Stammzone) und Bauchleib (Hyposoma oder Parietalzone). Trennung beider durch die Seitenfurche. Sonderung von Urwirbelplatten und Seitenplatten. Querschnitt-Studien an dem sohlenförmigen Amnioten-Keim. Abschnürung des Medullar-Rohrs von der Hornplatte. Entstehung des geschlossenen Darmrohrs aus dem flachen Darmblatte des Keimschildes. Nabelbildung. Abschnürung des Säugethier-Keimschildes von der Keimdarmblase. Hautnabel und Darmnabel Bildung des Amnion, der Allantois und der Nabelblase Aehnliche Bildung von Rückenwand und Bauchwand. Kopfdarmhöhle und Beckendarmhöhle. Mundgrube und Aftergrube. Urnierengänge. Erste Blutgefässe.

Litteratur:

Carl Gegenbaur, 1876. *Die Stellung und Bedeutung der Morphologie.* (*Morphol. Jahrb. I. Bd.*)

A. Rauber, 1876. *Primitivrinne und Urmund.* (*Morphol. Jahrb. II. Bd.*)

Derselbe, 1877. *Primitivstreifen und Neurula der Wirbelthiere. — Noch ein Blastoporus.* (*Zool. Anz.* 1883.)

C. Kupffer, 1882—1884. *Die Gastrulation der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifs.* (*Arch. f. Anat. u. Phys.*)

C. K. Hoffmann, 1884. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien.* (*Zeitschr. f. w. Zool.* 40. *Bd.*, *und Morphol. Jahrb.* 11. *Bd.*)

C. Kupffer, 1887. *Ueber den Canalis neurentericus der Wirbelthiere.*

Johannes Rückert, 1888. *Ueber die Entstehung der Excretions-Organe bei Selachiern.* (*Arch. f. Anat. u. Phys.*)

Berthold Hatschek, 1888. *Ueber den Schichtenbau vom Amphioxus* (*Anat. Anzeiger S.* 662).

Carl Rabl, 1888. *Ueber die Differenzirung des Mesoderms.* (*Anat. Anzeiger S.* 667.)

J. W. van Wijhe, 1889. *Ueber die Mesoderm-Segmente des Rumpfes und die Entwickelung des Excretions-Systems bei Selachiern.*

XIII.

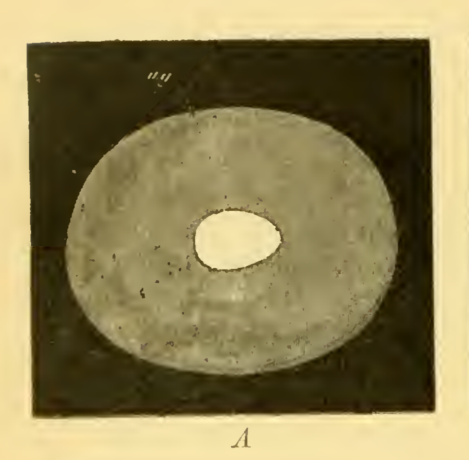
Meine Herren!

Die frühesten und jüngsten Keim-Zustände des Menschen sind uns, aus den früher schon erörterten Gründen, theils noch gar nicht, theils nur sehr unvollkommen bekannt. Da aber die späteren darauf folgenden Keimformen sich beim Menschen genau ebenso verhalten und entwickeln, wie bei allen übrigen Säugethieren, so unterliegt es nicht dem geringsten Zweifel, dass auch jene früheren Vorläufer ganz dieselben sind. Konnten wir uns doch schon an der Coelomula des Menschen (Fig. 94, S. 241), an Querschnitten durch ihren Urmund überzeugen, dass ihre paarigen Coelom-Taschen sich ganz ebenso entwickeln, wie beim Kaninchen (Fig. 93); mithin wird auch der besondere Verlauf der Gastrulation derselbe sein.

Ebenso wie bei allen übrigen Säugethieren, bildet sich nun auch beim Menschen der Fruchthof aus, und in dessen axialem Mitteltheil der Keimschild (*Embryaspis*), dessen Bedeutung wir im vorhergehenden Vortrage betrachtet haben. In übereinstimmender Weise erfolgen nun auch die nächsten Veränderungen dieses Keimschildes, oder des sogenannten „Embryonal-Flecks" (*Area embryonalis*, fälschlich früher als „erste Spur des Embryo" aufgefasst —). Diese Veränderungen sind es nun, die wir vor Allem weiter ins Auge zu fassen und zu verfolgen haben.

Der wichtigste Theil des ovalen Keimschildes ist zunächst das schmälere hintere Ende; denn in seiner Median-Linie tritt zunächst der Primitiv-Streif auf (Fig 115 *p s*). Die schmale Längsrinne oder Medianfurche in demselben, die sogenannte „Primitiv-Rinne", ist, wie wir bereits wissen, der Urmund der Gastrula. Bei den stark cenogenetisch modificirten Gastrula-Keimen der Säugethiere ist dieses spaltförmige Prostoma so lang ausgedehnt, dass es bald die ganze hintere Hälfte des Rückenschildes durchzieht; so bei einem Kaninchen-Embryo von 6—8 Tagen

(Fig. 116 *pr*). Die beiden wulstigen parallelen Ränder, welche diesen medianen Längsspalt begrenzen, sind die lateralen Urmund-Lippen, rechte und linke. Somit wird bereits durch diesen Primitiv-Streifen die zweiseitige, dipleure oder bilateral-symmetrische



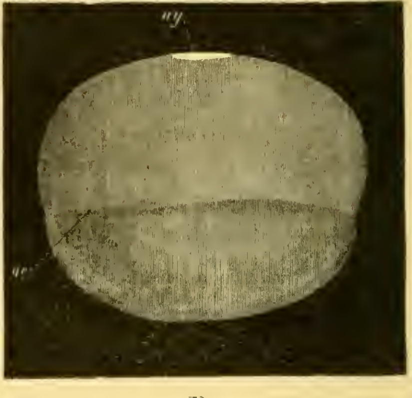
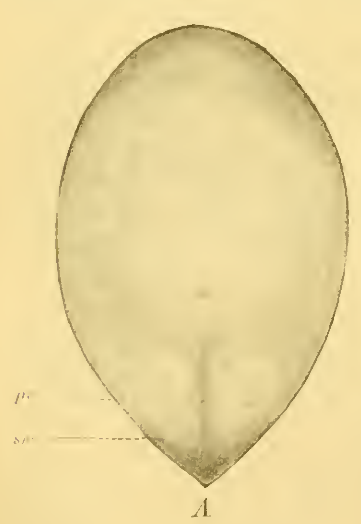


Fig. 114. Keimblase eines 7 Tage alten Kaninchens mit ovalem Keimschild (*ag*). *A* von oben, *B* von der Seite gesehen. Nach Kölliker. *ag* Rückenschild (*Notaspis*) oder Embryonal-Fleck (*Area embryonalis*). In Fig. *B* ist die obere Hälfte der Keimblase aus beiden primären Keimblättern gebildet, die untere (bis *ge*) nur vom äusseren.



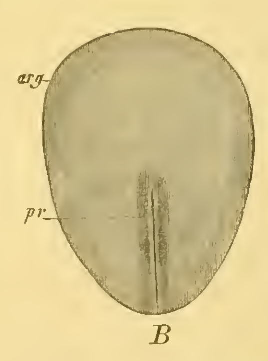


Fig. 115. **Ovaler Keimschild des Kaninchens** (Fig. 115 *A* von 6 Tagen 18 Stunden, Fig. 115 *B* von 8 Tagen). Nach Kölliker. *ps* Primitiv-Streif, *pr* Primitiv-Rinne. *arg* Area germinalis. *sw* Sichelförmiger Endwulst.

Grundform des Wirbelthieres scharf ausgesprochen. Aus der breiteren und mehr abgerundeten Vorderhälfte des Rückenschildes entsteht der spätere Kopf.

In dieser vorderen Hälfte des Rückenschildes tritt nun ebenfalls bald eine mediane Längsfurche auf (Fig. 116 *rf*). Das ist die breitere Rückenfurche oder M e d u l l a r - R i n n e, die erste Anlage des Central-Nervensystems. Die beiden parallelen „Rückenwülste oder Markwülste", welche dieselbe einschliessen, wachsen später über ihr zusammen und bilden das Medullar-Rohr. Wie Querschnitte zeigen, wird dasselbe bloss vom äusseren Keimblatte gebildet

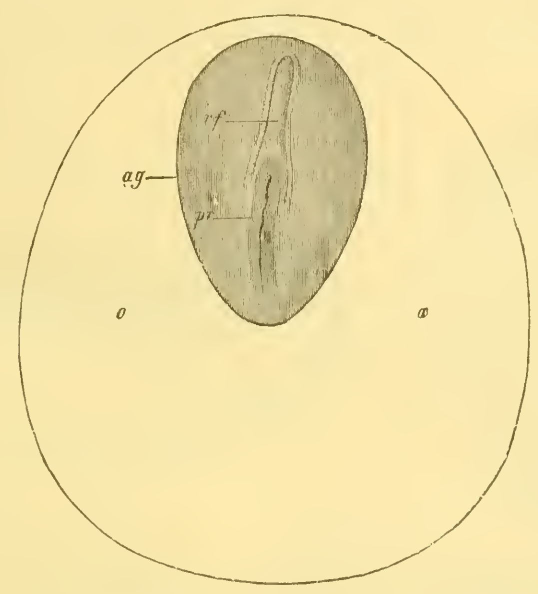


Fig. 116. **Rückenschild** (*ag*) **und Fruchthof** (*o*) **eines Kaninchen-Keims** von 8 Tagen. Nach Kölliker. *pr* Primitiv-Rinne. *rf* Rückenfurche.

(Fig. 129, 130). Die Urmundlippen hingegen liegen, wie wir wissen, an der wichtigen Stelle, wo das äussere Keimblatt in das innere umbiegt, und von wo zugleich die paarigen Coelomtaschen zwischen beide primäre Keimblätter hineinwachsen.

Die mediane Primitiv-Furche in der hinteren Hälfte und die mediane Medullar-Furche in der vorderen Hälfte des ovalen Rückenschildes sind also ganz verschiedene Bildungen, obgleich bei oberflächlicher Betrachtung die letztere nur die vordere Fortsetzung der ersteren zu sein scheint. Daher wurden auch beide früher allgemein verwechselt, und in der ältesten, vielfach copirten Abbildung, welche Bischoff (1842) vom ovalen Rückenschilde des Kaninchens gegeben hat (Fig. 112, S. 285), geht eine einfache Längsfurche durch die ganze Länge seiner Mittellinie hindurch. Diese Täu-

schung war um so verzeihlicher, als thatsächlich schon gleich darauf beide Längsrinnen mit einander in eine sehr merkwürdige Verbindung treten. Die beiden parallelen Rückenwülste nämlich, welche vorn bogenförmig in einander übergehen (Fig. 117), weichen hinten auseinander und umfassen das vordere Ende der Primitiv-Rinne. Dann wachsen sie so über derselben zusammen, dass die Primitiv-Rinne (oder der hinterste Hohlraum des Urdarms) unmittelbar übergeht in das sich schliessende Medullar-Rohr. Diese Uebergangsstelle ist der merkwürdige „Urdarm-Nerven-Gang" oder

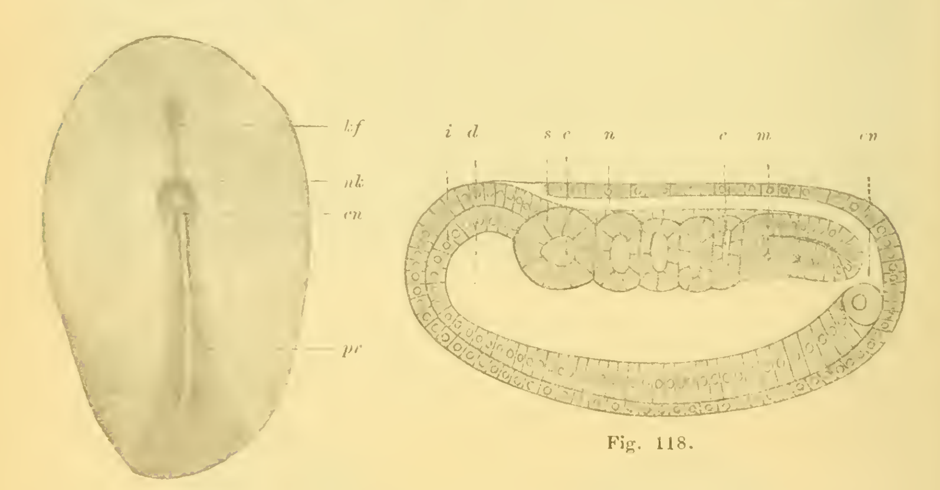


Fig. 117.

Fig. 118.

Fig. 117. **Keimschild eines Kaninchens von acht Tagen.** Nach VAN BENEDEN. *pr* Primitiv-Rinne. *cn* Canalis neurentericus. *nk* Nodus neurentericus (sogenannter „HENSEN'scher Knoten"). *kf* Kopffortsatz (Chorda).

Fig. 118. **Längsschnitt durch die Coelomula von Amphioxus** (von der linken Seite). *i* Entoderm. *d* Urdarm. *cn* Markdarmgang. *n* Nervenrohr. *m* Mesoderm. *s* Erstes Ursegment. *c* Coelomtaschen. Nach HATSCHEK.

„Markdarmgang" (*Canalis neurentericus*, Fig. 118 *cn*). Die verdickte Zellen-Masse des Urmund-Randes, welche denselben umgiebt, ist der neurenterische Knoten (oder der sogenannte „HENSEN'sche Knoten", Fig. 118 *hk*). Die unmittelbare Verbindung, welche so zwischen den beiden Hohlräumen des Urdarms und des Nervenrohrs hergestellt wird, besteht übrigens nur kurze Zeit; bald werden beide durch eine Scheidewand definitiv getrennt.

Der räthselhafte Canalis neurentericus ist ein uraltes Keimes-Organ und deshalb von so hohem phylogenetischen Interesse, weil er bei allen Chorda-Thieren (ebenso Mantelthieren, wie Wirbelthieren) in gleicher Weise vorübergehend auftritt. Ueberall

berührt oder umfasst er bogenförmig das Hinterende der Chorda, welches hier aus der Mittellinie des Urdarms (zwischen den beiden Coelom-Lappen der Sichelrinne), nach vorn hin sich entwickelt (als „Kopffortsatz“, Fig. 117 *kf*). Solche uralte, streng erbliche Einrichtungen, die heute gar keine physiologische Bedeutung mehr besitzen, müssen trotzdem als „rudimentäre Organe“ unsere höchste Aufmerksamkeit erregen. Die Zähigkeit, mit der sich der nutzlose neurenterische Canal durch die ganze Reihe der Wirbelthiere vererbt, ist ebenso interessant für die Descendenz-Theorie im Allgemeinen, als für die Stammesgeschichte der Chordathiere im Besonderen.

Die Verbindung, welche der Canalis neurentericus (Fig. 118 *cn*) zwischen dem dorsalen Nervenrohr (*n*) und dem ventralen Darmrohr (*d*) herstellt, zeigt sich beim Amphioxus sehr deutlich im Längsschnitt der Coelomula-Larve, sobald der Urmund an ihrem Hinterende völlig geschlossen ist. Das Medullar-Rohr besitzt in diesem Stadium noch eine äussere Oeffnung am Vorderende, den Neuroporus (Fig. 80 *np*). Auch diese Oeffnung schliesst sich später. Dann liegen zwei völlig geschlossene Canäle über einander,

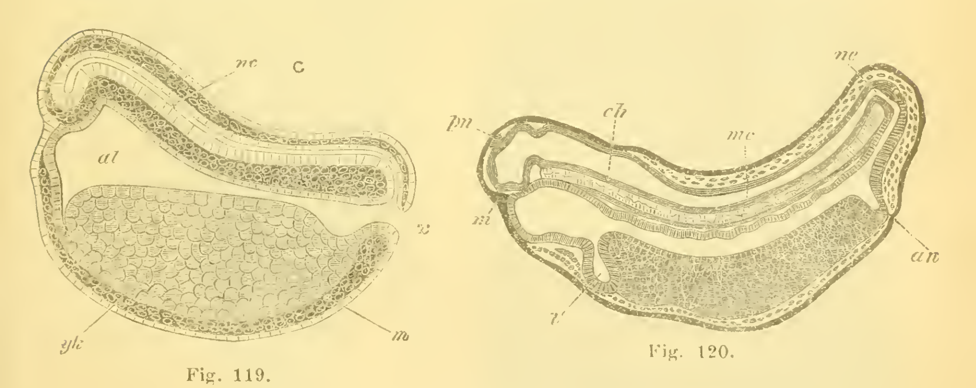


Fig. 119. Fig. 120.

Fig. 119. **Längsschnitt durch die Chordula eines Frosches.** Nach Balfour. *nc* Nervenrohr. *x* Canalis neurentericus. *al* Darmrohr. *yk* Dotterzellen. *m* Mesoderm.

Fig. 120. **Längsschnitt durch einen Frosch-Keim.** Nach Goette. *m* Mund, *l* Leber, *an* After, *nc* Canalis neurentericus, *mc* Medullar-Rohr, *pn* Zirbeldrüse (Epiphysis), *ch* Chorda.

oben das Markrohr, unten das Darmrohr, beide getrennt durch die Chorda. Ganz dieselben Verhältnisse, wie diese Acranier, zeigen auch die stammverwandten Tunicaten, die Ascidien (Taf. X, Fig. 5, 6).

In ganz gleicher Form und Lagerung finden wir den neurenterischen Canal bei den Amphibien wieder. Ein Längsschnitt

durch eine ganz junge Kaulquappe oder Froschlarve (Fig. 119) zeigt uns, wie wir von dem noch offenen Urmunde aus (*x*) ebenso wohl in die weite Urdarmhöhle (*al*) als in das enge darüber gelegene Nervenrohr (*nc*) hineingelangen können. Etwas später, wenn sich der Urmund geschlossen hat, stellt dann der enge neurenterische Canal (Fig. 120 *ne*) die bogenförmige Verbindung zwischen dem dorsalen Nervencanal (*mc*) und dem ventralen Darmcanal dar.

Bei den Amnioten ist diese ursprüngliche Bogenform des neurenterischen Canals desshalb anfänglich nicht zu finden, weil hier der Urmund ganz auf die Rückenfläche der Gastrula hinauf wandert und sich in den gestreckten Längsspalt der „Primitiv-Rinne" verwandelt. Es erscheint daher, von oben betrachtet, die Primitiv-Rinne (Fig. 122 *pr*) als die geradlinige Fortsetzung der davor gelegenen jüngeren Medullar-Furche (*me*).



Fig. 121.

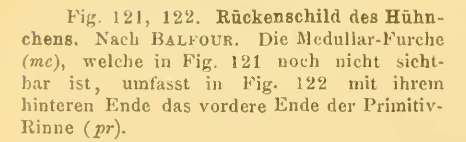


Fig. 121, 122. **Rückenschild des Hühnchens.** Nach Balfour. Die Medullar-Furche (*me*), welche in Fig. 121 noch nicht sichtbar ist, umfasst in Fig. 122 mit ihrem hinteren Ende das vordere Ende der Primitiv-Rinne (*pr*).

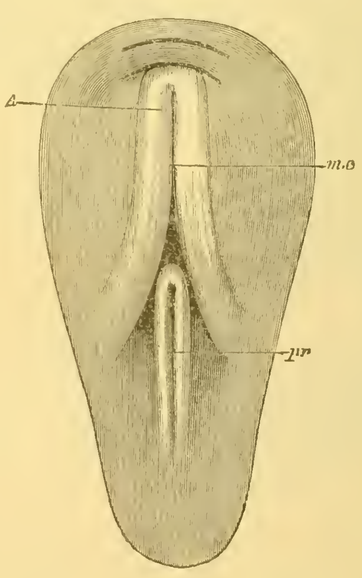


Fig. 122.

Die divergenten hinteren Schenkel der letzteren umfassen das vordere Ende der ersteren. Später erfolgt hier der vollständige Verschluss des Urmundes, indem die Rückenwülste, zum Markrohr sich schliessend, das Prostoma überwachsen. Dann führt der Canalis neurentericus als eine enge, bogenförmig absteigende Röhre (Fig. 123 *ne*) direct aus dem Markrohr (*sp*) in das Darmrohr (*pag.*). Unmittelbar vor demselben liegt das Hinter-Ende der Chorda (*ch*).

Während diese wichtigen Vorgänge im Axentheile des Rückenschildes sich vollziehen, verändert sich zugleich seine äussere Gestalt. Die ovale Form (Fig. 112) wird ähnlich einer Schuhsohle oder Sandale, leierförmig oder biscuitförmig (Fig. 124). Das mittlere Drittel wächst nicht so rasch in die Breite als das hintere, und noch mehr das vordere Drittel; so erscheint die Anlage des Dauerleibes in der

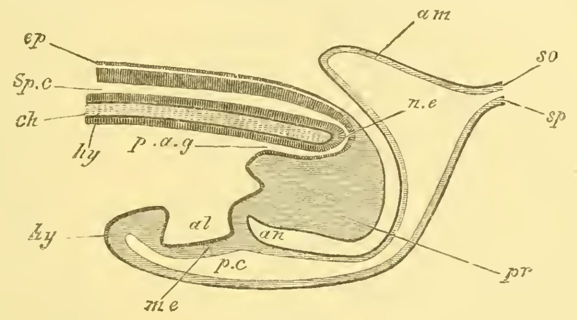


Fig. 123. **Längsschnitt durch das Hinter-Ende eines Hühner-Keims.** Nach Balfour. *sp* Medullar-Rohr, durch den neurenterischen Canal (*ne*) mit dem Enddarm (*p.ag*) verbunden. *ch* Chorda. *pr* Neurenterischer (Hensen'scher) Knoten. *al* Allantois. *ep* Exoderm. *hy* Entoderm. *so* Parietalblatt. *sp* Visceralblatt. *an* Aftergrube. *am* Amnion.



Fig. 124. **Fruchthof oder Keimscheibe des Kaninchens mit sohlenförmigem Keimschild,** ungefähr 10mal vergrössert. Das helle, kreisrunde Feld (*d*) ist der dunkle Fruchthof. Der helle Fruchthof (*c*) ist leierförmig, wie der Keimschild selbst (*b*). In dessen Axe ist die Rückenfurche oder Markfurche sichtbar (*a*). Nach Bischoff.

Taille etwas eingeschnürt. Gleichzeitig geht die länglich-runde Form des Fruchthofes wieder in die kreisrunde über, und es sondert sich deutlicher der innere helle Fruchthof vom äusseren dunkleren (Fig. 125 *a*). Der Umkreis des Fruchthofes bezeichnet die Grenze der Blutgefäss-Bildung im Mesoderm.

Die charakteristische Sandalen-Form des Rückenschildes, welche durch die geringere Breite des mittleren Theiles bedingt ist und welche mit einer Geige, Leier oder Schuhsohle ver-



Fig. 125. Fig. 126.

Fig. 125. **Keim der Beutelratte** (*Opossum*), 60 Stunden alt, von 4 mm Durchmesser. Nach Selenka. *k* die kugelige Keimdarmblase, *a* der kreisrunde Fruchthof, *b* Grenze der Bauchplatten, *r* Rückenschild, *v* sein Vordertheil, *u* das erste Ursegment, *ch* Chorda, *chr* ihr Vorderende, *pr* Primitiv-Rinne (Urmund).

Fig. 126. **Sandalenförmiger Keimschild eines Kaninchens von acht Tagen,** mit dem vorderen Theile des Fruchthofes (*ao* dunkler, *ap* heller Fruchthof). Nach Kölliker. *rf* Rückenfurche, in der Mitte der Medullar-Platte, *h*. *pr* Primitivrinne (Urmund). *stz* Dorsalzone (Stammzone). *pz* Ventralzone (Parietalzone). In dem schmäleren Mitteltheil sind die drei ersten Ursegmente sichtbar.

glichen wird, bleibt bei allen Amnion-Thieren längere Zeit bestehen. Alle Säugethiere, Vögel und Reptilien haben in diesem Stadium wesentlich die gleiche Bildung, und ebenso auch noch kürzere oder längere Zeit, nachdem die Abschnürung der Ursegmente in den Coelom-Lappen begonnen hat (Fig. 126). Der Keimschild des Menschen nimmt diese Sandalen-Form bereits in der zweiten Woche seiner Entwickelung an; gegen Ende dieser Woche besitzt unser Sohlen-Keim eine Länge von ungefähr einer Linie oder zwei Millimetern.

Die vollkommene bilaterale Symmetrie des Wirbelthier-Körpers, welche schon in der ovalen Form des Keimschildes (Fig. 112) durch den medianen Primitiv-Streif angedeutet war, tritt in der Sandalen-Form desselben noch schärfer hervor (Fig. 125—128). Immer deutlicher sondern sich im sohlenförmigen Keimschilde die axialen Organe der Mittelebene (hinten Primitiv-

Streif, vorn Medullar-Rohr, darunter die Chorda), und die lateralen Organ-Bezirke, welche rechts und links von jenen symmetrisch sich entwickeln. In diesen Seiten-Bezirken des Keimschildes sondert sich nun deutlich eine dunklere centrale und eine hellere periphere Zone; erstere wird als „Stammzone" bezeichnet (Fig. 127 *stz*), letztere als „Parietal-Zone" (*pz*); aus der ersteren entsteht die dorsale, aus der letzteren die ventrale Hälfte der Leibeswand.

Die sogenannte „Stammzone" des Amnioten-Keims wird besser als Rückenschild (*Notaspis*) bezeichnet; denn aus ihr geht die ganze Rückenhälfte des späteren Körpers (oder des

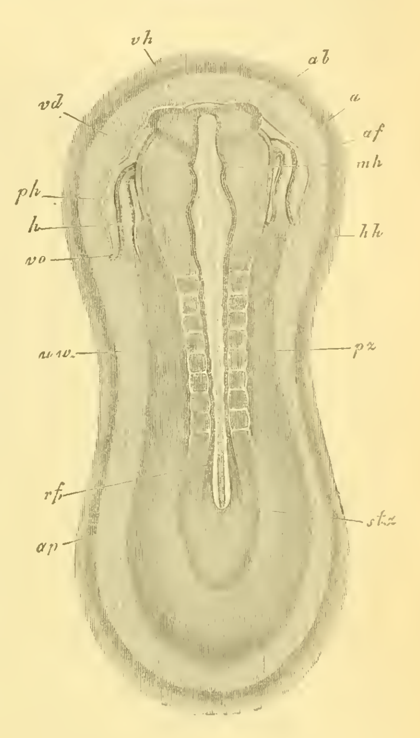


Fig. 127. **Sandalenförmiger Keimschild eines Kaninchens von neun Tagen.** Nach KÖLLIKER. (Rücken-Ansicht, von oben.) *stz* Stammzone oder Rückenschild (mit 8 Paar Ursegmenten). *pz* Parietalzone oder Bauchzone. *ap* Heller Fruchthof. *af* Amnion-Falte. *h* Herz. *ph* Pericardial-Höhle. *vo* Vena omphalo-mesenteria. *ab* Augenblasen, *vh* Vorderhirn, *mh* Mittelhirn, *hh* Hinterhirn. *uw* Ursegment (Urwirbel).

Dauerleibes) hervor, d. h. der Rückenleib (*Episoma*). Die sogenannte „Parietal-Zone" hingegen wird passender Ventral-Zone oder Bauchschild genannt (*Hypaspis*); denn aus ihr entstehen die „Seitenplatten", welche sich später von der Keimdarmblase abschnüren und den Bauchleib (*Hyposoma*) bilden, d. h. die Bauchhälfte des bleibenden Körpers, mit der Leibeshöhle und dem davon umschlossenen Darmrohr.

Die sohlenförmigen Keimschilder aller Amnion-Thiere sind noch auf der Stufe der Bildung, welche Fig. 127 von einem Kaninchen und Fig. 128 von einer Beutelratte zeigen, so ähnlich, dass man sie entweder gar nicht oder nur durch ganz untergeordnete Merkmale in der Grösse einzelner Theile unterscheiden kann. Auch der Sandalen-Keim des Menschen ist auf dieser Bildungsstufe nicht von demjenigen anderer Säugethiere zu unterscheiden, und insbesondere demjenigen des Kaninchens sehr ähnlich. Dagegen er-

scheinen diese flachen Sandalen-Keime der Amnioten sehr verschieden von den entsprechenden Keimformen der holoblastischen niederen Wirbelthiere, insbesondere der Acranier (Amphioxus); und dennoch



Fig 128. **Sandalenförmiger Keimschild eines Opossum** (*Didelphys*) **von drei Tagen** (72 Stunden). Nach Selenka. (Rückenansicht, von oben.). *stz* Stammzone oder Rückenschild (mit 8 Paar Ursegmenten). *pz* Parietalzone oder Bauchzone. *ap* Heller Fruchthof. *ao* Dunkler Fruchthof. *hh* Herzhälften. *v* Vorderende, *h* Hinterende. In der Mittellinie schimmert die Chorda (*ch*) durch das helle Medullar-Rohr (*n*) durch. *n* Ursegment. *pr* Primitiv-Streif (Urmund).

ist der wesentliche Körperbau der ersteren ganz derselbe, wie derjenige, den wir bei der Chordula der letzteren finden (Fig. 80—83) und bei den segmentirten Keimformen, die unmittelbar daraus hervorgehen. Der auffallende äussere Unterschied ist auch hier

wiederum dadurch bedingt, dass bei den palingenetischen Keimen des Amphioxus (Fig. 80, 81) und der Amphibien (Fig. 82, 83) Darmwand und Leibeswand von Anfang an geschlossene Röhren bilden, während dieselben bei den cenogenetischen „Keimscheiben" der Amnioten durch die colossale Ausdehnung des Dottersackes zu blattförmiger Ausbreitung an dessen Oberfläche gezwungen sind.

Um so bemerkenswerther ist es, dass die frühzeitige Scheidung von Rücken- und Bauchhälfte bei allen Vertebraten sich in gleicher, streng erblicher Weise vollzieht. Hier wie dort, bei jenen Acraniern wie bei diesen Cranioten, sondert sich schon um diese Zeit der Rückenleib (*Episoma*) vom Bauchleibe (*Hyposoma*). In dem mittleren oder medialen Körpertheile ist ja diese Sonderung schon früher dadurch erfolgt, dass sich die axiale Chorda zwischen dem dorsalen Nervenrohr und dem ventralen Darmrohr ausbildet. Aber in dem äusseren oder lateralen Körpertheile wird sie erst dadurch bewirkt, dass die paarigen Coelom-Taschen durch eine frontale Einschnürung jederseits in zwei Stücke zerfallen, in einen dorsalen Episomiten (Rückensegment oder „Urwirbel") und einen ventralen Hyposomiten (Bauchsegment). Ersterer liefert beim Amphioxus je eine Muskeltasche, letzterer je eine Geschlechtstasche oder Gonade. (Vergl. den Querschnitt des Urwirbelthieres, Fig. 98, 99, S. 256.)

Diese wichtigen Sonderungs-Processe im Mesoderm, welche wir im nächsten Vortrage eingehender betrachten werden, gehen Hand in Hand mit bedeutungsvollen Veränderungen im Exoderm, während das Entoderm zunächst noch wenig sich verändert. Wir studiren diese Vorgänge am besten auf Querschnitten, welche wir senkrecht auf die Fläche durch den sohlenförmigen Keimschild legen. Ein solcher Querschnitt durch einen bebrüteten Hühnerkeim, am Ende

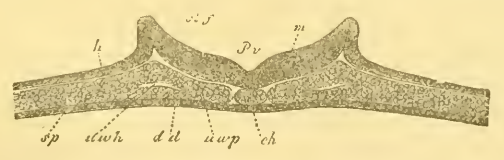


Fig. 129. **Querschnitt durch den Keimschild eines Hühnchens**, am Ende des ersten Brütetages. Nach KÖLLIKER. *h* Hornplatte. *m* Markplatte, die Rückenfurche (*Rf*) bildend. *ch* Chorda, *uwh* Coelomspalte. *uwp* Dorsaler Theil des Mesoderms. *sp* Ventraler Theil (Seitenplatten). *dd* Darmdrüsenblatt.

des ersten Brüte-Tages, zeigt uns das Darmdrüsenblatt als ein ganz einfaches Epithel, welches blattförmig auf der Aussenfläche des Nahrungsdotters ausgebreitet ist (Fig. 129 *dd*). Aus der dor-

salen Mittellinie dieses Entoderms hat sich die Chorda (*ch*) abgeschnürt; rechts und links von dieser die beiden Mesodermhälften oder die paarigen „Coelom-Lappen". Ein schmaler Spalt in den letzteren deutet die Leibeshöhle an (*uwh*); durch sie werden die beiden Lamellen der Coelom-Taschen getrennt, die untere (viscerale) und die obere (parietale). Die breite, von der Markplatte (*m*) gebildete Rückenfurche (*Rf*) ist noch weit offen, wird aber durch die parallelen Medullar-Wülste von der lateralen Hornplatte (*h*) geschieden.

Während nun die Medullar-Wülste höher werden und sich gegen einander krümmen (Fig. 130 *u*), bildet sich im Mesoderm jederseits eine diesen parallele Längsfurche, die Seitenfurche (*Sulcus lateralis*). In dieser Seitenfurche liegt anfangs der „Urnierengang (Fig. 131 *ung*). Indem die Seitenfurche das Mittelblatt völlig durchschneidet, zerfällt dasselbe in zwei getrennte Abschnitte: der innere oder mediale Theil (*u*) ist die „Ursegment-Leiste", welche den grössten Theil der „Stammzone" bildet und nachher durch Gliederung in die Somiten-Kette zerfällt (in Fig. 127 und 128 bereits mit 8 Paar Somiten); der äussere oder laterale Abschnitt

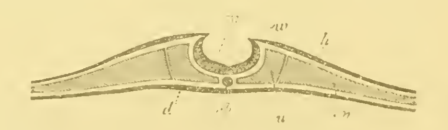


Fig. 130. **Querschnitt durch den Keimschild von einem Hühnchen** am Ende des ersten Brüte-Tages, etwas weiter entwickelt als Fig. 129, ungefähr 20mal vergrössert. Die beiden Ränder der Markplatte (*m*), welche als Markwülste (*w*) die letztere von der Hornplatte (*h*) abgrenzen, krümmen sich gegeneinander. Beiderseits der Chorda (*ch*) haben sich die Ursegmentplatten (*u*) von den Seitenplatten (*sp*) gesondert. *d* Darmdrüsenblatt. Nach Remak.

hingegen ist die „Seitenplatte" (Fig. 130 *sp*); sie erscheint, von oben gesehen, als „Parietal-Zone" und spaltet sich dann in die beiden Faserblätter. In der vorderen Hälfte des Keimschildes welche dem späteren Kopfe entspricht, tritt keine Trennung ein zwischen der inneren Urwirbelmasse und der äusseren Seitenplatte. Der mediale, innerste Theil der Seitenplatten, welcher die Ursegment-Leiste oder „Urwirbelplatte" berührt, heisst Mittelplatte (Fig. 131 *mp*). Unterhalb derselben erscheinen die ersten Blutgefässe, die „primitiven Aorten" (*ao*).

Während dieser Vorgänge geschehen bedeutende Veränderungen im Hautsinnesblatte oder im äusseren Keimblatte. Die fortdauernde Erhöhung und das beständige Wachsthum der beiden

Rückenwülste führt nämlich dahin, dass jetzt diese beiden erhabenen Leisten sich mit ihren oberen freien Rändern gegen einander krümmen, immer mehr nähern (Fig. 130 *w*) und schliesslich verwachsen. So entsteht aus der offenen Rückenfurche, deren obere Spalte enger und enger wird, zuletzt ein geschlossenes cylindrisches Rohr (Fig. 131 *mr*). Dieses Rohr ist von der grössten Bedeutung; es ist die erste Anlage des Central-Nervensystems, des Gehirns und des Rückenmarkes: das Markrohr oder Medullarrohr (*Tubus medullaris*). Früher hat man diese ontogenetische Thatsache als ein wunderbares Räthsel angestaunt; wir werden nachher sehen, dass sich dieselbe im Lichte der Descendenz-Theorie als ein ganz natürlicher Vorgang herausstellt. Ihre phylogenetische Erklärung liegt darin, dass das Central-Nervensystem das Organ ist, durch welches aller Verkehr mit der Aussenwelt, alle Seelenthätigkeit und alle Sinneswahrnehmungen vermittelt werden; also muss es sich ursprünglich aus der äusseren Oberfläche des Körpers, aus der Oberhaut oder Epidermis entwickelt haben. Später schnürt sich das Markrohr vollständig vom äusseren Keimblatte ab, wird von den Medialtheilen der Urwirbel umwachsen und nach innen hineingedrängt (Fig. 141). Der übrig bleibende Theil des Hautsinnesblattes (Fig. 131 *h*) heisst

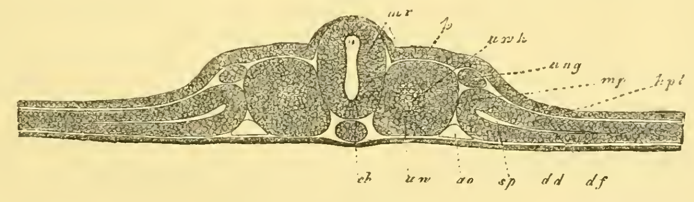


Fig. 131. **Querschnitt durch den Keimschild** (von einem bebrüteten Hühnchen am zweiten Brütetage), ungefähr 100mal vergrössert. Nach KÖLLIKER. *h* Hornplatte. *mr* Medullarrohr. *ung* Urnierengang. *uw* Ursegmente. *hf* Hautfaserblatt, *mp* Mittelplatte, *df* Darmfaserblatt. *sp* Coelomspalte. *ao* Primitive Aorta. *dd* Darmdrüsenblatt.

nunmehr Hornplatte oder „Hornblatt“, weil sich aus ihm die gesammte Oberhaut oder Epidermis mit den dazu gehörigen Horntheilen (Nägeln, Haaren u. s. w.) entwickelt. (Vergl. Taf. IV und V, S. 320, nebst Erklärung).

Sehr frühzeitig scheint sich aus dem Exoderm noch ein anderes, ganz verschiedenes Organ zu sondern, nämlich der Urnierengang (*ung*). Dieser ist ursprünglich ein ganz einfacher, röhrenförmiger, langer Gang, ein gerader Canal, der beiderseits der Urwirbel-Leisten (an deren äusserer Seite) von vorn nach hinten läuft (Fig. 92 *ung*). Er entsteht, wie es scheint, seitlich vom Markrohr

aus der Hornplatte, in der Lücke, welche zwischen den Urwirbelplatten und den Seitenplatten sich findet. Schon zu der Zeit, in welcher die Abschnürung des Markrohres von der Hornplatte erfolgt, wird der Urnierengang in dieser Lücke sichtbar. Nach anderen Beobachtern soll die erste Anlage desselben nicht vom Hautsinnesblatte, sondern vom Hautfaserblatte geliefert werden.

Das innere Keimblatt oder das Darmdrüsenblatt (Fig. 131 *dd*) bleibt während dieser Vorgänge ganz unverändert. Erst etwas später zeigt dasselbe eine ganz flache, rinnenförmige

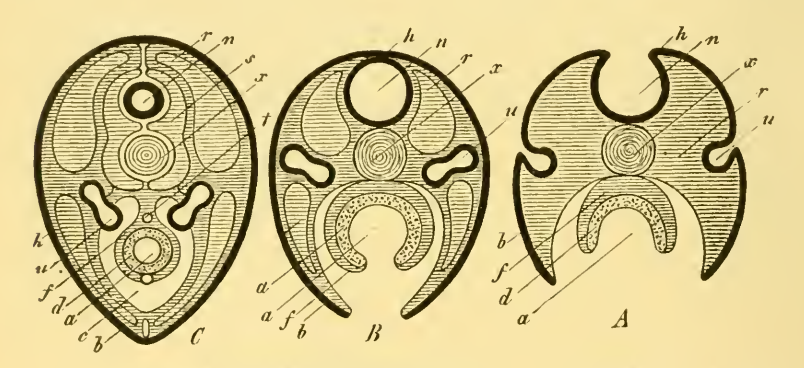


Fig. 132. Drei schematische Querschnitte durch den Keimschild des höheren Wirbelthieres, um die Entstehung der röhrenförmigen Organ-Anlagen aus den gekrümmten Keimblättern zu zeigen. In Fig. *A* sind Markrohr (*n*) und Darmrohr (*a*) noch offene Rinnen; die Urnierengänge (*u*) sind noch Seiten-Rinnen in der Oberhaut (*h*). In Fig. *B* ist das Markrohr (*n*) und die Rückenwand bereits geschlossen, während das Darmrohr (*a*) und die Bauchwand noch offen sind; die Urnierengänge (*u*) sind von der Hornplatte (*h*) abgeschnürt und innen mit segmentalen Urnieren-Canälchen in Verbindung. In Fig. *C* ist sowohl oben das Markrohr und die Rückenwand, als unten das Darmrohr und die Bauchwand geschlossen. Aus allen offenen Rinnen sind geschlossene Röhren geworden; die Urnieren sind nach innen gewandert Die Buchstaben bedeuten in allen drei Figuren dasselbe: *h* Hautsinnesblatt. *n* Markrohr oder Medullarrohr. *u* Urnierengänge. *x* Axenstab. *s* Wirbel-Anlage. *r* Rückenwand. *b* Bauchwand. *c* Leibeshöhle oder Coelom. *f* Darmfaserblatt. *t* Urarterie (Aorta). *v* Urvene (Subintestinal-Vene). *d* Darmdrüsenblatt. *a* Darmrohr. (Vergl. Taf. IV und V.)

Vertiefung in der Mittellinie des Keimschildes, unmittelbar unter der Chorda. Diese Vertiefung heisst die Darmrinne oder Darmfurche. Sie deutet uns bereits das künftige Schicksal dieses Keimblattes an. Indem nämlich diese ventrale Darmrinne sich allmählich vertieft und ihre unteren Begrenzungsränder sich gegen einander krümmen, gestaltet sie sich in ähnlicher Weise zu einem geschlossenen Rohr, dem Darmrohr, wie vorher die dorsale Medullarfurche zum Markrohr wurde. Das Darmfaserblatt (Fig. 132 *f*), welches dem Darmdrüsenblatt (*d*) anliegt, folgt natürlich der Krümmung des letzteren. Mithin wird von Anfang an die entstehende Darm-

wand aus zwei Schichten zusammengesetzt, inwendig aus dem Darmdrüsenblatt, auswendig aus dem Darmfaserblatt.

Die Bildung des Darmrohres ist derjenigen des Markrohres insofern ähnlich, als in beiden Fällen zunächst in der Mittellinie eines flachen Keimblattes eine geradlinige Rinne oder Furche entsteht. Darauf krümmen sich die Ränder dieser Furche gegen einander und verwachsen zu einem Rohre (Fig. 132). Aber doch sind beide Vorgänge im Grunde sehr verschieden. Denn das Markrohr schliesst sich in seiner ganzen Länge zu einer cylindrischen Röhre, während das Darmrohr in der Mitte offen bleibt und die Höhlung desselben noch sehr lange in Zusammenhang mit der Höhlung der Keimdarmblase steht. Die offene Verbindung zwischen beiden Höhlungen schliesst sich erst sehr spät, bei Bildung des Nabels. Die Schliessung des Markrohres erfolgt von beiden Seiten her, indem die Ränder der Rückenfurche von rechts und von links her mit einander verwachsen. Die Schliessung des Darmrohres hingegen erfolgt nicht bloss von rechts und von links, sondern gleichzeitig auch von vorn und von hinten her, indem die Ränder der Darmrinne von allen Seiten her gegen den Nabel zusammenwachsen. Ueberhaupt steht dieser ganze Vorgang der secundären Darmbildung bei den drei höheren Wirbelthier-Klassen im engsten Zusammenhange mit der Nabelbildung, mit der Abschnürung des Embryo von dem Dottersack oder der Nabelblase. (Vergl. Fig. 100, und Taf. V, Fig. 14, 15.)

Um hier Klarheit zu gewinnen, müssen Sie das Verhältniss des Keimschildes zum Fruchthof und zur Keimdarmblase scharf in's Auge fassen. Das geschieht am besten durch Vergleichung der fünf Stadien, welche Fig. 133—137 Ihnen im Längsschnitt vorführen. Der Keimschild (*e*) der anfangs nur wenig über die Fläche des Fruchthofs hervorragt, beginnt bald sich stärker über dieselbe zu erheben und von der Keimdarmblase abzuschnüren. Dabei zeigt der Keimschild, von der Rückenfläche betrachtet, immer noch die ursprüngliche einfache Sandalenform (Fig. 125—128). Von einer Gliederung im Kopf, Hals, Rumpf u. s. w., sowie von Gliedmaassen ist noch Nichts zu bemerken. Aber in der Dicke ist der Keimschild mächtig gewachsen, besonders im vorderen Theile. Er tritt jetzt als ein dicker, länglich-runder Wulst stark gewölbt über die Fläche des Fruchthofes hervor. Nun beginnt er sich von der Keimdarmblase, mit welcher er an der Bauchfläche zusammenhängt, vollständig abzuschnüren und zu emancipiren. Indem diese Abschnürung fortschreitet, krümmt sich sein Rücken immer stärker; in

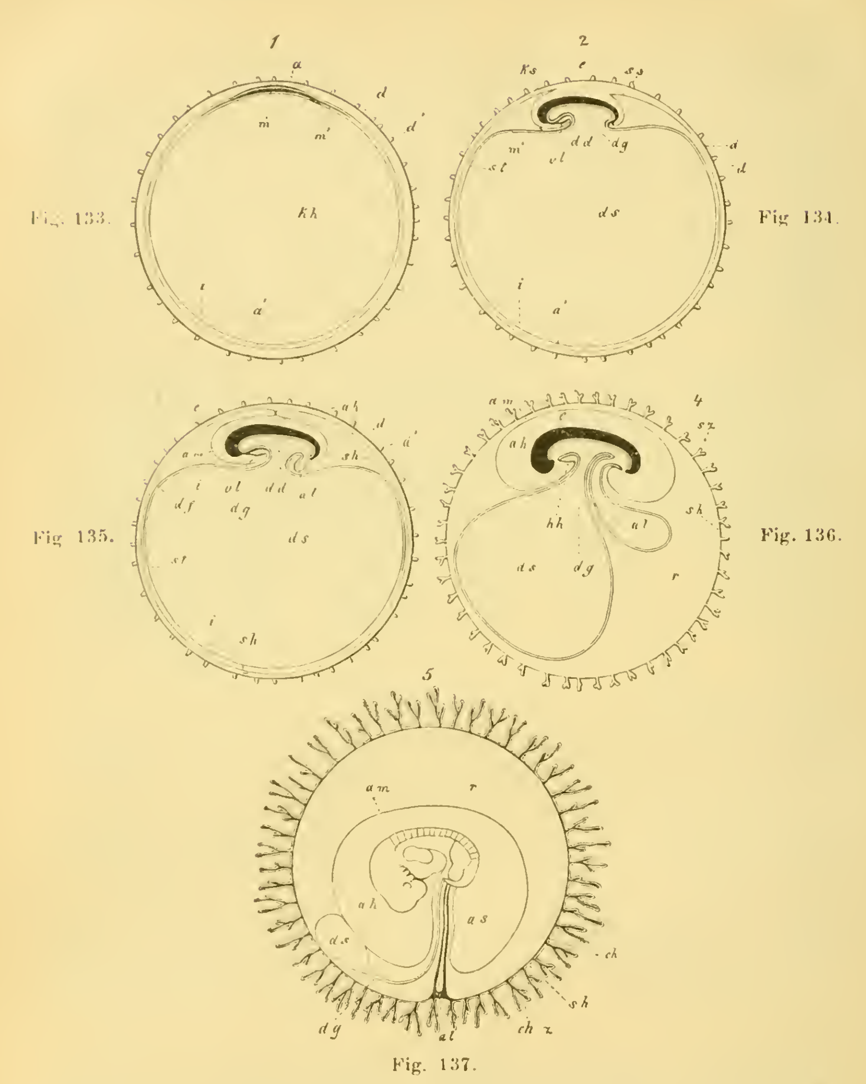


Fig. 137.

Fig. 133—137. **Fünf schematische Längsschnitte durch den reifenden Säugethier-Keim und seine Eihüllen.** In Fig. 133—136 geht der Längsschnitt durch die Sagittal-Ebene oder die Mittelebene des Körpers, welche rechte und linke Hälfte scheidet; in Fig. 137 ist der Keim von der linken Seite gesehen. In Fig. 133 umschliesst das mit Zotten (*d'*) besetzte Prochorion (*d*) die Keimblase, deren Wand aus den beiden primären Keimblättern besteht. Zwischen dem äusseren (*a*) und inneren (*i*) Keimblatte hat sich im Bezirke des Fruchthofes das mittlere Keimblatt (*m*) entwickelt. In Fig. 134 beginnt der Embryo (*e*) sich von der Keimblase (*ds*) abzuschnüren, während sich rings um ihn der Wall der Amnionfalte erhebt (vorn als Kopfscheide, *ks*, hinten als Schwanzscheide, *ss*). In Fig. 135 stossen die Ränder der Amnionfalte (*am*) oben über dem Rücken des Embryo zusammen und bilden so die Amnionhöhle (*ah*); indem sich der Embryo (*e*) stärker von der Keimblase (*ds*) abschnürt, entsteht

der Darmcanal (*dd*), aus dessen hinterem Ende die Allantois hervorwächst (*al*). In Fig 136 wird die Allantois (*al*) grösser; der Dottersack (*ds*) kleiner. In Fig. 137 zeigt der Embryo bereits die Kiemenspalten und die Anlagen der beiden Beinpaare; das Chorion hat verästelte Zotten gebildet. In allen 5 Figuren bedeutet: *e* Embryo. *a* Aeusseres Keimblatt. *m* Mittleres Keimblatt. *i* Inneres Keimblatt. *am* Amnion. (*ks* Kopfscheide. *ss* Schwanzscheide). *ah* Amnion-Höhle. *as* Amnionscheide des Nabelstranges. *kh* Keimdarmblase. *ds* Dottersack (Nabelblase). *dg* Dottergang. *df* Darmfaserblatt. *dd* Darmdrüsenblatt. *al* Allantois. *vl* = *hh* Herzgegend *d* Dotterhaut (Ovolemma oder Prochorion). *d'* Zöttchen desselben. *sh* Seröse Hülle (Serolemma). *sz* Zotten derselben. *ch* Zottenhaut oder Chorion. *chz* Zotten desselben. *st* Terminal-Vene. *r* Paricoelom oder Serocoelom (der mit Flüssigkeit gefüllte Raum zwischen Amnion und Chorion). Nach Kölliker. Vergl. Taf V, Fig. 14 und 15.

demselben Verhältnisse, als der Embryo wächst und grösser wird, nimmt die Keimblase ab und wird kleiner, und zuletzt hängt die letztere nur noch als ein kleines Bläschen aus dem Bauche des Embryo hervor (Fig. 137 *ds*). Zunächst entsteht in Folge der Wachsthumsvorgänge, die diese Abschnürung bewirken, rings um den Embryo-Körper auf der Oberfläche der Keimblase eine furchenartige Vertiefung, eine Grenzfurche, die wie ein Graben den ersteren rings umgiebt, und nach aussen von diesem Graben bildet sich durch Erhebung der anstossenden Theile der Keimblase ein ringförmiger Wall oder Damm (Fig. 134 *ks*).

Um diesen wichtigen Vorgang klar zu übersehen, wollen wir den Embryo mit einer Festung vergleichen, die von Graben und Wall umgeben ist. Dieser Graben besteht aus dem äusseren Theile des Fruchthofes und hört auf, wo der Fruchthof in die Keimdarmblase übergeht. Die wichtige Spaltung in dem mittleren Keimblatte, welche die Bildung der Leibeshöhle veranlasst, setzt sich peripherisch über den Bezirk des Embryo auf den ganzen Fruchthof fort. Zunächst reicht dieses mittlere Keimblatt bloss so weit, wie der Fruchthof; der ganze übrige Theil der Keimdarmblase besteht anfangs nur aus den zwei ursprünglichen Grenzblättern, dem äusseren und inneren Keimblatt. So weit also der Fruchthof reicht, spaltet sich das mittlere Keimblatt ebenfalls in die beiden Ihnen bereits bekannten Lamellen, in das äussere Hautfasserblatt und in das innere Darmfaserblatt. Diese beiden Lamellen weichen weit auseinander, indem sich zwischen beiden eine helle Flüssigkeit ansammelt (Fig. 135 *am*). Die innere Lamelle, das Darmfaserblatt, bleibt auf dem inneren Blatte der Keimdarmblase (auf dem Darmdrüsenblatte) liegen. Die äussere Lamelle hingegen, das Hautfaserblatt, legt sich eng an das äussere Blatt des Fruchthofes, an das Hautsinnesblatt an und hebt sich mit diesem zusammen von der Keimdarmblase ab. Aus diesen beiden vereinigten äusseren Lamellen entsteht nun eine zusammenhängende Haut. Das ist der

ringförmige Wall, welcher rings um den ganzen Embryo immer höher und höher sich erhebt und schliesslich über demselben zusammenwächst (Fig. 134—137 *am*). Um das vorhin gebrauchte Bild der Festung beizubehalten, stellen sie sich vor, dass der Ring-Wall der Festung ausserordentlich hoch wird und die Festung weit überragt. Seine Ränder wölben sich wie die Kämme einer überhängenden Felswand, welche die Festung einschliessen will; sie bilden eine tiefe Höhle und wachsen schliesslich oben zusammen. Zuletzt liegt die Festung ganz innerhalb der Höhle, die durch Verwachsung der Ränder dieses gewaltigen Walles entstanden ist. (Vergl. Fig. 138—142 und Taf. V Fig. 14.)

Indem in dieser Weise die beiden äusseren Schichten des Fruchthofes sich faltenförmig rings um den Embryo erheben und darüber zusammenwachsen, bilden sie schliesslich eine geräumige sackförmige Hülle um denselben. Diese Hülle führt den Namen Fruchthaut oder Wasserhaut, Amnion (Fig. 137 *am*). Der Embryo schwimmt in einer wässerigen Flüssigkeit, welche den Raum zwischen Embryo und Amnion ausfüllt und Amnion-Wasser oder Fruchtwasser genannt wird (Fig. 136, 137 *ah*). Später kommen wir auf die Bedeutung dieser merkwürdigen Bildung zurück. Zunächst ist sie für uns von keinem Interesse, weil sie in keiner directen Beziehung zur Körperbildung steht.

Unter den verschiedenen Anhängen, deren Bedeutung wir später erkennen werden, wollen wir vorläufig noch die Allantois und den Dottersack nennen. Die Allantois oder der Harnsack (Fig. 135, 136 *al*) ist eine birnförmige Blase, welche aus dem hintersten Theile des Darmcanales hervorwächst; ihr innerstes Stück verwandelt sich späterhin in die Harnblase; ihr äusserstes Stück bildet mit seinen Gefässen die Grundlage des Gefässkuchens oder der Placenta. Vor der Allantois tritt aus dem offenen Bauche des Embryo der Dottersack oder die Nabelblase hervor (*ds*), der Rest des ursprünglichen Keimdarmblase (Fig. 133 *kh*). Bei weiter entwickelten Embryonen, bei denen die Darmwand und die Bauchwand dem Verschluss nahe ist, hängt dieselbe als ein kleines gestieltes Bläschen aus der Nabelöffnung hervor (Fig. 136, 137 *ds*). Ihre Wand besteht aus zwei Schichten: innen aus dem Darmdrüsenblatt, aussen aus dem Darmfaserblatt. Sie ist also ein bläschenförmiger Anhang des eigentlichen Darmrohrs, eine „embryonale Darmdrüse". Je grösser der Embryo wird, desto kleiner wird dieser Dottersack oder *Lecithoma*. Anfänglich erscheint der Embryo nur als ein kleiner Anhang an der grossen Keimdarmblase.

Später hingegen erscheint umgekehrt der Dottersack oder der Rest der Keimdarmblase nur als kleiner beutelförmiger Anhang des Embryo (Fig. 100). Er verliert schliesslich alle Bedeutung. Die sehr weite Oeffnung, durch welche anfangs die Darmhöhle mit der Nabelblase communicirt, wird später immer enger und verschwindet endlich ganz. Der Nabel, die kleine grubenförmige Vertiefung, welche man beim entwickelten Menschen in der Mitte der Bauchwand vorfindet, ist diejenige Stelle, an welcher ursprünglich der Rest der Keimdarmblase, die Nabelblase, in die Bauchhöhle eintrat, und mit dem sich bildenden Darm zusammenhing. (Vergl. Fig. 14 und 15 auf Taf. V, S. 320.)

Die Entstehung des Nabels fällt mit dem vollständigen Verschluss der äusseren Bauchwand zusammen. Die Bauchwand der Amnioten entsteht in ähnlicher Weise, wie die Rückenwand. Beide werden wesentlich vom Hautfaserblatte gebildet und äusserlich von der Hornplatte, dem peripherischen Theile des Hautsinnesblattes, überzogen. Beide kommen dadurch zu Stande, dass sich die vier flachen Keimblätter des Keimschildes durch entgegengesetzte Krümmung in ein Doppelrohr verwandeln: oben am Rücken den Wirbel-Canal, der das Markrohr umschliesst, unten am Bauche die Wand der Leibeshöhle, welche das Darmrohr enthält (Fig. 132).

Wir wollen zuerst die Bildung der Rückenwand und dann die der Bauchwand betrachten (Fig. 138—142). In der Mitte der Rückenfläche des Embryo liegt ursprünglich, wie Sie wissen, unmittelbar unter der Hornplatte (*h*) das Markrohr (*mr*), welches sich von deren mittlerem Theile abgeschnürt hat. Später aber wachsen die Urwirbelplatten (*uw*) von rechts und von links her zwischen diese beiden ursprünglich zusammenhängenden Theile hinein (Fig. 140, 141). Die oberen inneren Ränder beider Urwirbelplatten schieben sich zwischen Hornplatte und Markrohr hinein, drängen beide auseinander und verwachsen schliesslich zwischen denselben in einer Naht, die der Mittellinie des Rückens entspricht. Die Verschmelzung dieser paarigen „Rückenplatten“ und der mediane Schluss der Rückenwand erfolgt ganz nach Art des Markrohres, welches nunmehr von diesem Wirbelrohr umschlossen wird. So entsteht die Rückenwand, und so kommt das Markrohr ganz nach innen zu liegen. Ebenso wächst später die Urwirbelmasse unten rings um die Chorda dorsalis herum und bildet hier die Wirbelsäule. Hier unten spaltet sich der innere untere Rand der Urwirbelplatten jederseits in zwei Lamellen, von denen sich die obere zwischen Chorda und Markrohr, die untere hingegen zwischen

Chorda und Darmrohr einschiebt. Indem sich beide Lamellen von beiden Seiten her über und unter der Chorda begegnen, umschliessen sie dieselbe völlig und bilden so die röhrenförmige, äussere Chorda-Scheide, die skeletbildende Schicht, aus welcher die Wirbelsäule hervorgeht (*Perichorda,* Fig. 132 *C*, *s*; Fig. 140 *wh*, 141). (Vergl. Fig. 3—8 auf Taf. IV und die folgenden Vorträge.)

Ganz ähnliche Vorgänge wie hier oben am Rücken bei Bildung der Rückenwand, treffen wir unten am Bauche bei Entstehung der

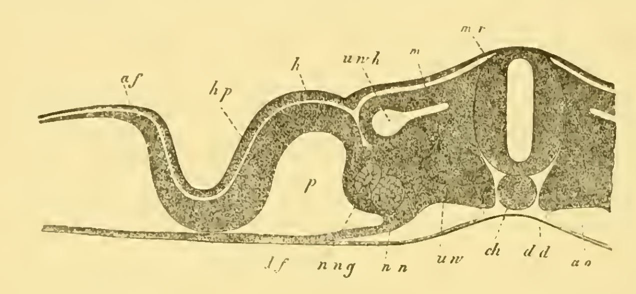


Fig. 138.

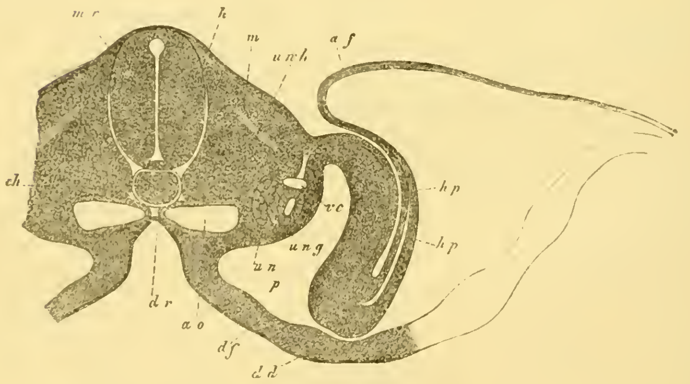


Fig. 139.

Fig. 138—141. **Querschnitte durch Embryonen** (von Hühnern). Fig. 138 vom zweiten, Fig. 139 vom dritten, Fig. 140 vom vierten und Fig. 141 vom fünften Tage der Bebrütung. Fig. 138—140, nach KÖLLIKER, gegen 100mal vergrössert; Fig. 141, nach REMAK, etwa 20mal vergrössert. *h* Hornplatte. *mr* Markrohr. *ung* Urnierengang. *un* Urnierenbläschen. *hp* Hautfaserblatt. *m* = *mu* = *mp* Muskelplatte. *uw* Urwirbelplatte (*wh* häutige Anlage des Wirbelkörpers, *wb* des Wirbelbogens, *wq* der Rippe oder des Querfortsatzes). *uwh* Urwirbelhöhle. *ch* Axenstab oder Chorda. *sh* Chordascheide. *bh* Bauchwand. *g* hintere, *v* vordere Rückenmarks-Nervenwurzel, *a* = *af* = *am* Amnionfalte. *p* Leibeshöhle oder Coelom. *df* Darmfaserblatt. *ao* primitive Aorten. *sa* secundäre Aorta. *vc* Cardinal-Venen. *d* = *dd* Darmdrüsenblatt. *dr* Darmrinne. In Fig. 138 ist der grösste Theil der rechten Hälfte, in Fig. 139 der grösste Theil der linken Hälfte des Querschnittes weggelassen. Von dem Dottersack oder dem Rest der Keimblase ist unten nur ein kleines Stück Wand gezeichnet. (Vergl. die Querschnitte Taf. IV, Fig. 3—8.)

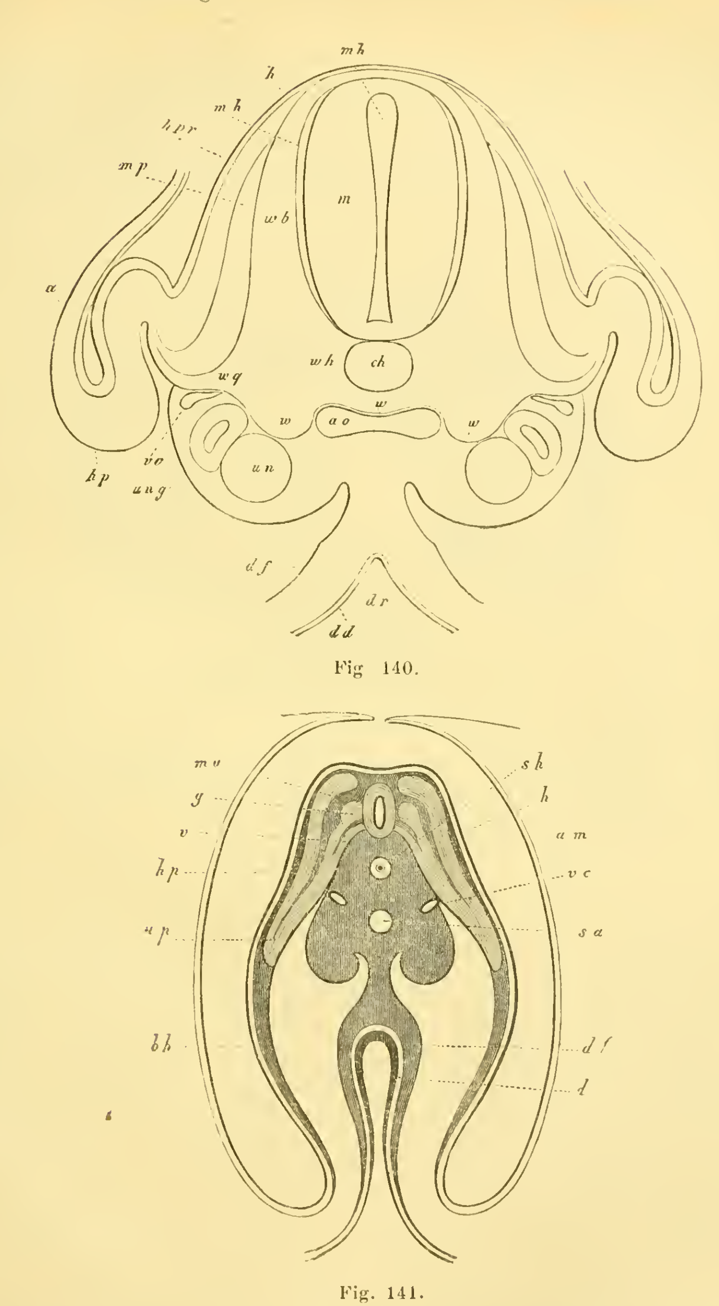


Fig 140.

Fig. 141.

Bauchwand an (Fig. 132 *b*, Fig. 139 *hp*, Fig. 141 *bh*). Dieselbe bildet sich am flachen Keimschilde der Amnioten aus der oberen

Lamelle der „Parietal-Zone“, oder der „parietalen Lamelle der Seitenplatten“, welche von der Hornplatte überzogen ist. Rechte und linke Parietal-Platte krümmen sich nach unten gegen einander und wachsen in ähnlicher Weise rings um den Darm zusammen, wie der Darm selbst sich schloss. Der äussere Theil der Seitenplatten bildet die Bauchwand oder die untere Leibeswand, indem an der inneren Seite der vorhin berührten Amnionfalte sich beide Seitenplatten stärker krümmen und von rechts und links her einander entgegenwachsen. Während der Darmcanal sich schliesst, erfolgt gleichzeitig von allen Seiten her auch die Schliessung der Leibeswand. Also auch die Bauchwand, welche die ganze Bauchhöhle unten umschliesst, entsteht wieder aus zwei Hälften, aus den beiden gegen einander gekrümmten Seitenplatten. Diese wachsen von allen Seiten her gegen einander zusammen und vereinigen sich endlich in der Mitte im Nabel. Wir haben also eigentlich einen doppelten N a b e l zu unterscheiden, einen inneren und einen äusseren. Der innere oder D a r m n a b e l ist die definitive Verschlussstelle der Darmwand, durch welche die offene Communication zwischen der Darmhöhle und der Höhle des Dottersackes aufgehoben wird (Fig. 100). Der äussere oder H a u t n a b e l ist die definitive Verschlussstelle der Bauchwand, welche auch beim erwachsenen Menschen äusserlich als Grube sichtbar ist. Jedesmal sind zwei secundäre Keimblätter bei der Verwachsung betheiligt; bei der Darmwand das Darmdrüsenblatt und Darmfaserblatt, bei der Bauchwand das Hautfaserblatt und Hautsinnesblatt.

Mit der Bildung des Darmnabels und dem Verschlusse des Darmrohres hängt die Bildung von zwei Höhlen zusammen, welche wir K o p f d a r m h ö h l e und B e c k e n d a r m h ö h l e nennen. Da der Keimschild anfangs flach in der Wand der Keimblase liegt und sich von der letzteren erst allmählich abschnürt, wird zuerst sein vorderes und sein hinteres Ende selbstständig; hingegen bleibt der mittlere Theil der Bauchfläche durch den Dottergang oder Nabelgang (Fig. 142 *m*) mit dem Dottersack verbunden. Dabei tritt die Rückenfläche des Körpers stark gewölbt hervor; das Kopfende hingegen krümmt sich nach unten gegen die Brust, und ebenso hinten das Schwanzende gegen den Bauch. Das sehen wir sehr deutlich an der trefflichen alten, von Baer entworfenen schematischen Figur 142, einem medianen Längsschnitt durch den Hühner-Keim, in welchem der Rückenleib oder das Episoma schwarz gehalten ist. Der Embryo strebt gleichsam sich zusammenzurollen, wie ein Igel, der sich zum Schutze gegen seine Verfolger zusammen-

kugelt. Diese starke Rückenkrümmung ist durch das raschere Wachsthum der Rückenfläche bedingt und hängt unmittelbar mit der Abschnürung des Embryo vom Dottersack zusammen (Fig. 142). Am Kopfe tritt überhaupt keine Trennung des Hautfaserblattes von dem Darmfaserblatte ein, wie es am Rumpfe der Fall ist, vielmehr

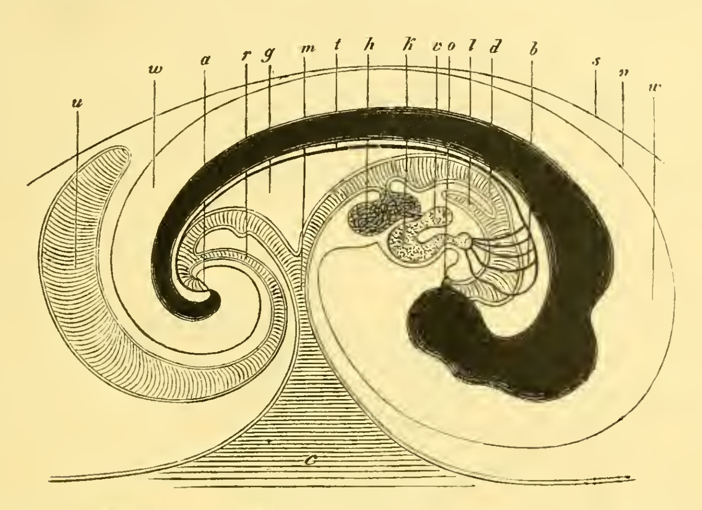


Fig. 142. **Medianer Längsschnitt durch den Embryo** eines Hühnchens (vom fünften Tage der Bebrütung), von der rechten Seite gesehen (Kopf rechts, Schwanz links). Rückenleib (Episoma) schwarz, mit convexer Rückenlinie. *d* Darm. *o* Mund. *a* After. *l* Lunge. *h* Leber. *g* Gekröse. *v* Herzvorkammer. *k* Herzkammer. *b* Arterienbogen. *t* Aorta. *c* Dottersack. *m* Dottergang. *u* Allantois. *r* Stiel der Allantois. *n* Amnion *w* Amnionhöhle (Amniocoel). *s* Seröse Hülle. (Nach Baer.)

bleiben beide als sogenannte „Kopfplatten“ verbunden. Indem nun diese Kopfplatten sich schon frühzeitig ganz von der Fläche des Fruchthofes ablösen, und zuerst nach unten gegen die Oberfläche der Keimdarmblase, dann nach hinten gegen deren Uebergang in die Darmrinne wachsen, entsteht inwendig im Kopftheile eine kleine Höhle, welche den vordersten, blind geschlossenen Theil des Darmes darstellt. Das ist die kleine Kopfdarmhöhle (Fig. 143, links von *d*); ihre Mündung in den Mitteldarm heisst die „vordere Darmpforte“ (Fig. 143, bei *d*). Sie entspricht dem Kiemendarm des *Amphioxus*, welcher nahezu die vordere Hälfte von dessen Körper einnimmt. In ganz ähnlicher Weise krümmt sich hinten das Schwanzende gegen die Bauchseite nach vorn um; die Darmwand umschliesst dann hinten eine ähnliche kleine Höhle, deren hinterstes Ende blind geschlossen ist, die Beckendarmhöhle. Ihre Mündung in den Mitteldarm heisst die „hintere Darmpforte“.

Der Embryo erlangt in Folge dieser Vorgänge eine Gestalt, welche man mit einem Holzpantoffel oder noch besser mit einem umgekehrten Kahne vergleicht. Stellen Sie sich einen Kahn oder eine Barke vor, deren beide Enden abgerundet und vorn und hinten mit einem kleinen Verdeck versehen sind; wenn Sie nun diesen Kahn umdrehen, so dass der gewölbte Kiel nach oben steht, so bekommen Sie ein anschauliches Bild von dieser „Kahnform" des Embryo (Fig. 142). Der nach oben gewendete convexe Kiel entspricht der Mittellinie des Rückens; die kleine Kammer unter dem Vorderdeck stellt die Kopfdarmhöhle, die kleine Kammer unter dem Hinterdeck die Beckendarmhöhle dar (vergl. Fig. 135, S. 308).

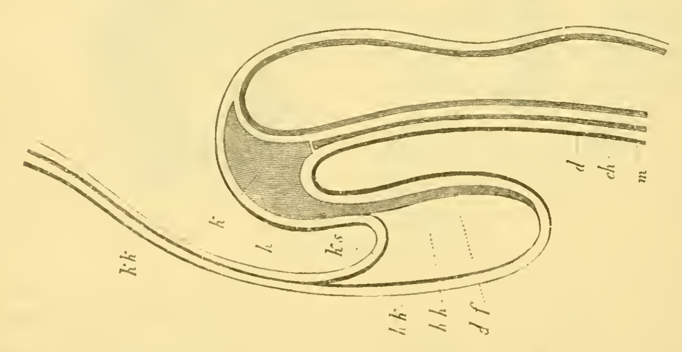


Fig. 143. **Längsschnitt durch die vordere Hälfte** eines Hühner-Embryo vom Ende des ersten Brüte-Tages (von der linken Seite gesehen). *k* Kopfplatten *ch* Chorda. Oberhalb derselben das blinde vordere Ende des Markrohrs (*m*); unterhalb derselben die Kopfdarmhöhle, das blinde vordere Ende des Darmrohres. *d* Darmdrüsenblatt. *df* Darmfaserblatt. *h* Hornplatte. *hh* Herzhöhle. *hk* Herzkappe. *ks* Kopfscheide. *kk* Kopfkappe. Nach Remak.

Mit den beiden freien Enden drückt sich nun der Embryo gewissermaassen in die äussere Fläche der Keimblase hinein, während er mit dem mittleren Theile sich aus derselben heraushebt. So kommt es, dass nachher die Dotterblase nur als ein beutelförmiger Anhang erscheint, der aus dem mittleren Theile des Körpers heraushängt. Dieser Anhang, der dann immer kleiner wird, heisst später Nabelblase. (Vergl. Fig. 136, 137 *ds*; Fig. 141, und Taf. V, Fig. 14.) Die Höhle dieses Dottersackes oder die Höhle der Nabelblase communicirt mit der entstehenden Darmhöhle durch eine weite Verbindungs-Oeffnung, welche sich später zu einem engen langen Canale auszieht, dem Dottergang (*Ductus vitellinus*, Fig. 142 *m*). Wenn wir uns also in die Höhle des Dottersackes hineindenken, so können wir von da aus durch den Dottergang unmittelbar in den mittleren, noch weit offenen Theil des Darm-

canals hineingelangen. Gehen wir von da aus nach vorn in den Kopftheil des Embryo hinein, so gelangen wir in die Kopfdarmhöhle, deren vorderes Ende blind geschlossen ist. Gehen wir umgekehrt von der Mitte des Darms nach hinten in den Schwanztheil hinein, so kommen wir in die Beckendarmhöhle, deren hinteres Ende ebenfalls blind geschlossen ist. Die erste Anlage des Darmrohrs besteht also jetzt eigentlich aus drei verschiedenen Abschnitten: 1) der Kopfdarmhöhle, welche sich nach hinten (durch die vordere Darmpforte) in den Mitteldarm öffnet, 2) der Mitteldarmhöhle, welche sich nach unten (durch den Dottergang) in den Dottersack öffnet, und 3) der Beckendarmhöhle, welche sich nach vorn (durch die hintere Darmpforte) in den Mitteldarm öffnet.

Sie werden nun fragen: „Wo sind Mund- und Afteröffnung?" Anfangs sind diese noch gar nicht vorhanden. Die ganze primitive Darmhöhle ist vollständig geschlossen und hängt nur in der Mitte durch den Dottergang mit der ebenfalls geschlossenen Höhlung der Keimdarmblase zusammen (Fig. 135). Die beiden späteren Oeffnungen des Darmcanals, die Afteröffnung ebenso wie die Mundöffnung, bilden sich erst secundär, von aussen, und zwar von der äusseren Haut her. Es entsteht nämlich in der Hornplatte, an der Stelle, wo später der Mund liegt, eine grubenförmige Vertiefung von aussen her, welche immer tiefer und tiefer wird und dem blinden Vorderende der Kopfdarmhöhle entgegenwächst: das ist die Mundgrube. Ebenso entsteht hinten in der äusseren Haut, an der Stelle, wo sich später der After befindet, eine grubenförmige Vertiefung, welche immer tiefer wird und dem blinden Hinterende der Beckendarmhöhle entgegenwächst: die Aftergrube. Zuletzt berühren diese Gruben mit ihren innersten, tiefsten Theilen die beiden blinden Enden des primitiven Darmcanals, so dass sie nur noch durch eine dünne häutige Scheidewand von ihnen getrennt sind. Endlich wird diese dünne Haut durchbrochen, und nunmehr öffnet sich das Darmrohr vorn durch die Mundöffnung, wie hinten durch die Afteröffnung nach aussen (Fig. 136, 142). Anfangs haben wir also, wenn wir von aussen in jene Gruben eindringen, wirklich eine Scheidewand vor uns, welche dieselben von der Höhlung des Darmcanals trennt, und erst später verschwindet dieselbe. Mund- und Afteröffnung bilden sich bei allen Wirbelthieren erst secundär.

Der Rest der Keimdarmblase, den wir als Nabelblase oder Dottersack bezeichnet haben, wird mit der Ausbildung des Darmes immer kleiner und hängt zuletzt nur noch wie ein kleines Beu-

telchen an einem dünnen Stiele, dem Dottergang, aus der Mitte des Darmes heraus (Fig. 137 *ds*). Dieser Dottergang besitzt keine bleibende Bedeutung und wird späterhin gleich dem Dottersack selbst völlig rückgebildet und aufgezehrt. Sein Inhalt wird in den Darm aufgenommen, während der Dottergang selbst zuwächst. Die Stelle, wo er sich am Darm ansetzt, ist der „Darmnabel". Hier erfolgt zuletzt der völlige Verschluss des Darmes. (Vergl. den XV. Vortrag und Taf. V, Fig. 14, 15.)

Während dieser wichtigen Vorgänge, die zur Bildung der Darmwand und Bauchwand führen, erscheinen am Keimschilde der Amnioten auch noch einige andere bedeutende Veränderungen. Diese betreffen namentlich die Urnierengänge und die ersten Blutgefässe. Die Urnierengänge, welche anfangs ganz oberflächlich unter der Hornplatte oder Oberhaut liegen (Fig. 131 *ung*), rücken bald in Folge besonderer Wachsthumsverhältnisse tief nach innen hinein (Fig. 138—140 *ung*). Der Weg, den sie dabei nehmen, entspricht der Grenze zwischen Rückenleib (*Episoma*) und Bauchleib (*Hyposoma*) (Vergl. Fig. 99.) Während sie also zwischen Stammzone und Parietalzone des Amnioten-Keimschildes hindurchtreten, entfernen sie sich immer mehr von ihrer Ursprungsstätte, der Hornplatte, und nähern sich dem Darmdrüsenblatte. Zuletzt liegen sie tief inwendig, beiderseits des Mesenterium, unterhalb der Chorda (Fig. 140 *ung*). Gleichzeitig verändern auch die beiden primitiven Aorten ihre Lage (vergl. Fig 131—140 *ao*); sie wandern nach innen unter die Chorda und verschmelzen hier schliesslich zur Bildung einer einzigen secundären Aorta, welche unter der Wirbelsäulen-Anlage sich befindet (Fig. 140 *ao*). Auch die Cardinal-Venen, die ersten venösen Blutgefäss-Anlagen, rücken weiter nach innen hinein und liegen später unmittelbar über den Urnieren (Fig. 140 *vc*). Ebendaselbst, und zwar an der inneren Seite der Urnieren, wird bald die erste Anlage der Geschlechtsorgane sichtbar. Der wichtigste Theil dieses Apparates (abgesehen von allen Anhängen) ist beim Weibe der Eierstock, beim Manne der Testikel oder Hoden. Beide entwickeln sich aus einem kleinen Theile des Coelom-Epithels, der Zellenbekleidung der Leibeshöhle, und zwar dort, wo sich Hautfaserblatt und Darmfaserblatt berühren. Erst secundär tritt diese Keimdrüse in Verbindung mit den Urnierengängen, welche in ihrer nächsten Nähe liegen und sich in höchst wichtige Beziehungen zu ihr setzen. (Vergl. den XXIX. Vortrag und Taf. IV, Fig. 4—8, S. 320.)

Zwölfte Tabelle.

Uebersicht über die Zusammensetzung des Wirbelthierkörpers aus Rückenleib und Bauchleib, Kopfhälfte und Rumpfhälfte.

Rückenleib und Bauchleib. Episoma und Hyposoma.	Kopf und Rumpf. Caput und Truncus.	Schädellose. Acrania.	Schädelthiere. Craniota.
I. Rückenleib. **Episoma** (= Rückenschild oder Notaspis beim Amnioten-Keim).	I. A. Kopfhälfte des Rückenleibes. **(Episoma capitale).**	a. Einfache Urhirnblase. b Drei Paar einfache Sinnesorgane. c. Kein Urschädel.	a. Gehirn (mit fünf Hirnblasen). b. Drei Paar zusammengesetzte Sinnesorgane. c. Knorpeliger Urschädel.
„Stammzone" (= Urwirbelplatten) (Animale Hemisphäre der Amphigastrula Fig. 41—48, S. 188). Neural-Gebiet.	I. B Rumpfhälfte des Rückenleibes **(Episoma truncale).**	a. Rückenmark. b. Einfache ungegliederte Perichorda. c. Dorsale Rumpfmuskeln mit Myocoel.	a. Rückenmark. b. Segmentale Wirbelsäule. c. Dorsale und ventrale Rumpfmuskeln ohne Myocoel.

Horizontales Frontal-Septum zwischen Episom und Hyposom: Axial die endoblastische Chorda, lateral die ektoblastischen Vornieren-Gänge.

Rückenleib und Bauchleib.	Kopf und Rumpf.	Schädellose.	Schädelthiere.
II. Bauchleib. **Hyposoma** (= Seitenplatten und Dottersack nebst Allantois beim Amnioten-Keim).	II A. Kopfhälfte des Bauchleibes **(Hyposoma capitale).**	a. Kopfwand permanent mit zahlreichen Kiemenspalten. b. Segmentale Pronephridien. c. Mundhöhle. Kiemendarm und Hypobranchial-Rinne. Weder Schwimmblase noch Lunge. —— Einkammeriges Herz.	a. Kopfwand embryonal mit fünf bis sieben Paar Kiemenspalten. b. Kopfnieren (Pronephros). c. Mundhöhle. Schlund (Rachenhöhle) und Thyreoidea. Schwimmblase oder Lunge. —— Mehrkammeriges Herz.
„Parietalzone" (= Seitenplatten). (Vegetale Hemisphäre der Amphigastrula Fig. 41—48, S. 188). Gastral-Gebiet.	II. B. Rumpfhälfte des Bauchleibes **(Hyposoma truncale).**	a. Bauchwand (Bauchplatten) (Parietalblatt der Hyposomiten). b Viele segmentale Pronephridien. c. Viele segmentale Gonaden. d. Magen. Einfache Leberschläuche. Dünndarm. After	a. Bauchwand. Bauchplatten (Parietalblatt der Seitenplatten). b. Ein Paar compacte Nieren. c. Ein Paar Gonaden d. Magen. Compacte Leber. Pancreas. Dünndarm. Dickdarm. After.

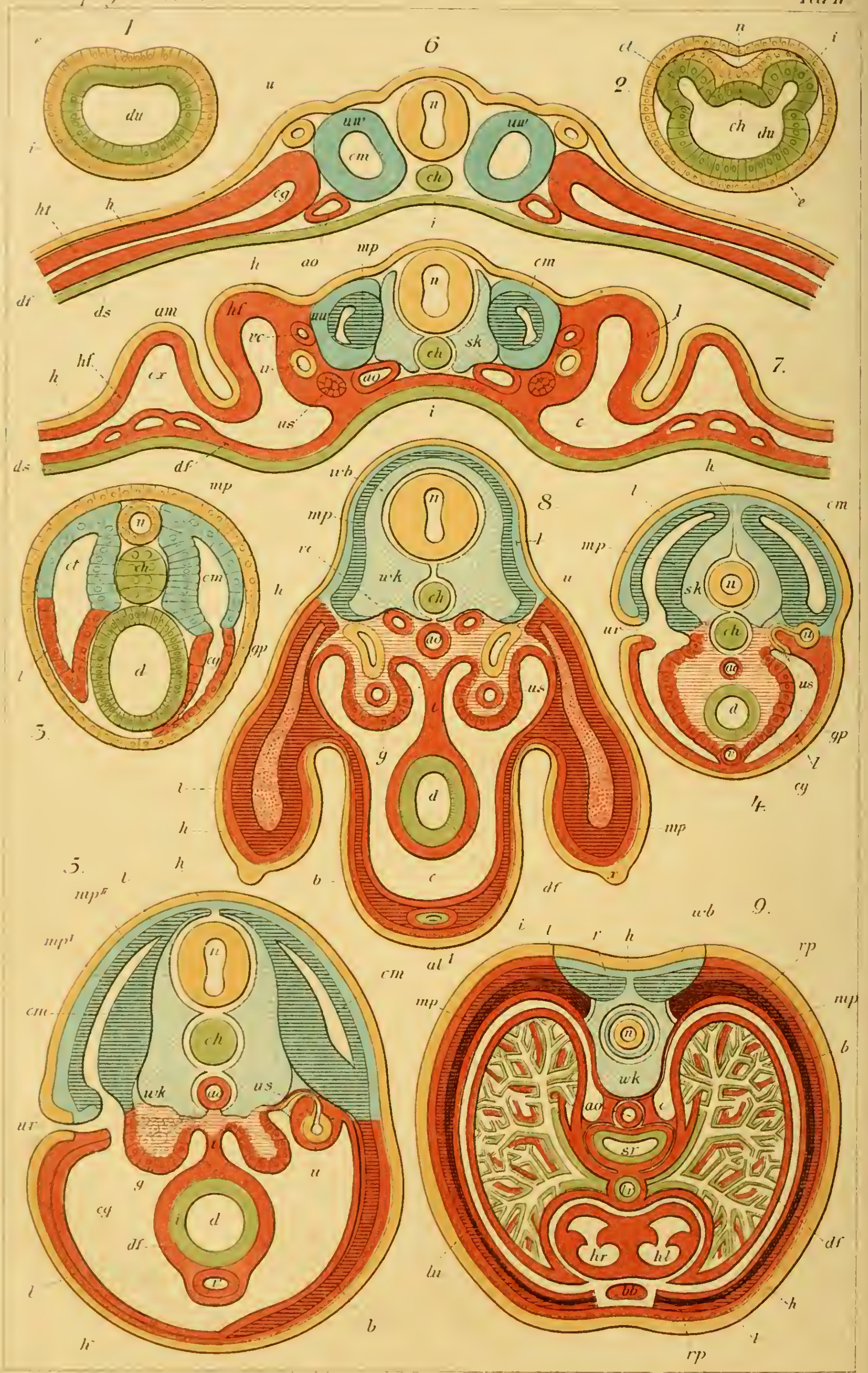
Alphabetisches Verzeichniss

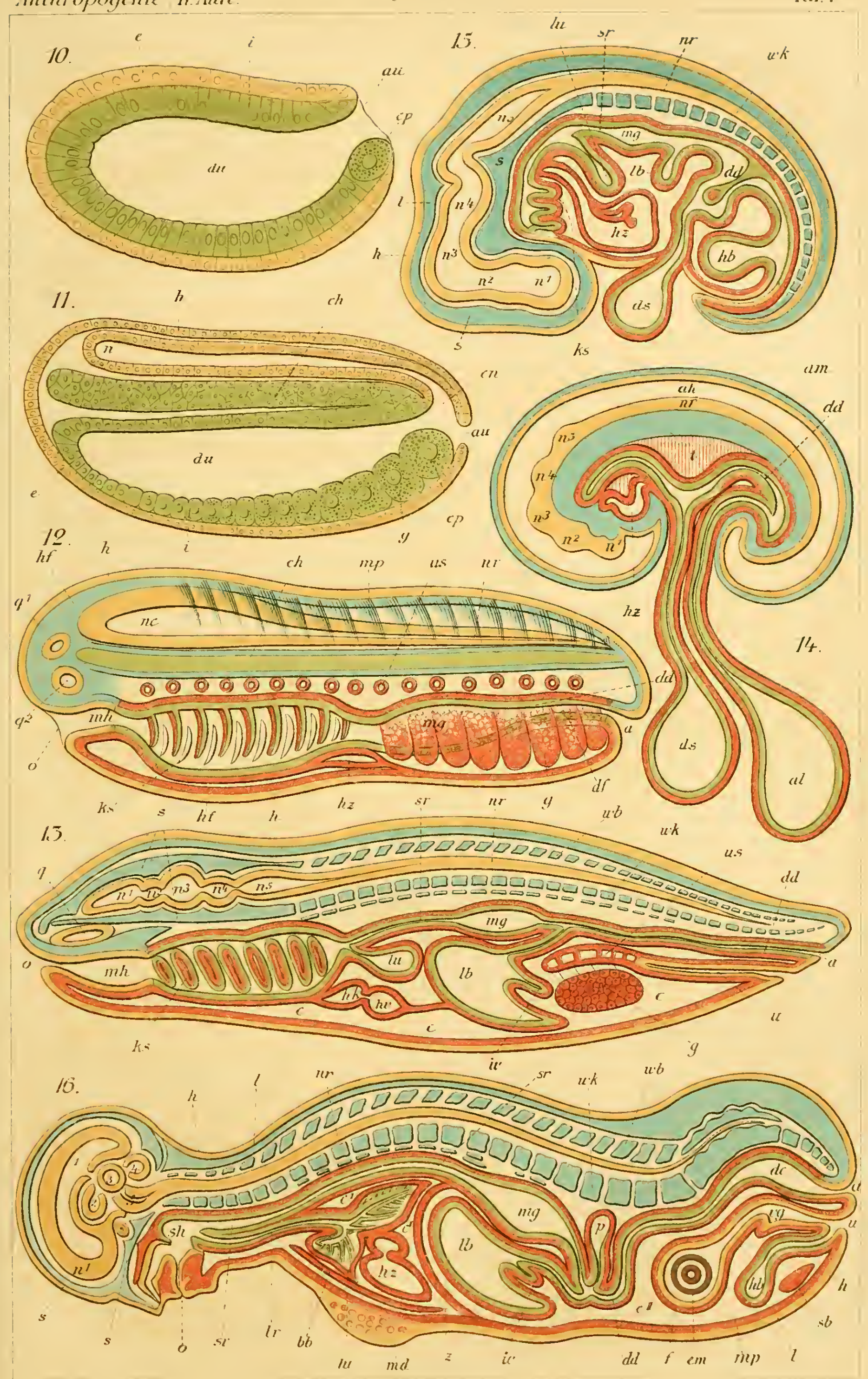
über die Bedeutung der Buchstaben auf Taf. IV und V.

(*NB.* Das Exoderm (Hautsinnesblatt) ist durch orange, das dorsale Mesoderm durch blaue, das ventrale Mesoderm durch rothe und das Entoderm (Darmdrüsenblatt) durch grüne Farbe bezeichnet.)

a Afteröffnung (*anus*).
ah Amnionhöhle (Fruchtwasserblase).
al Allantois (Harnsack).
am Amnion (Wasserhaut).
ao Aorta.
au Urmund (Prostoma).
b Bauchmuskeln.
bb Brustbein (*sternum*).
c Leibeshöhle (*coeloma*).
c, Brusthöhle (*cavitas pleurae*).
c,, Bauchhöhle (*cavitas peritonei*).
cg Gonocoel (Ventral-Coelom).
ch Axenstab (*chorda*).
cm Myocoel (Dorsal-Coelom).
cn Markdarmgang (*canalis neurentericus*).
ct Coelom-Taschen.
cp Coelom-Polzellen (Ur-Mesodermzellen).
cx Serocoel (Extrafötal-Coelom).
d Darmrohr (*tractus*).
dc Dickdarm (*colon*).
dd Dünndarm (*ileum*).
df Darmfaserblatt.
ds Dottersack (Nabelblase).
du Urdarm.
e Exoderm.
em Embryo oder Keim.
f Fruchtbehälter (*uterus*).
g Geschlechtsdrüsen (Gonaden).
gp Geschlechtsplatte (Keim-Epithel).
h Hornplatte (*lamella cornualis*).
hb Harnblase (*vesica urinae*).
hf Hautfaserblatt.
hk Herzkammer (*ventriculus*).
hl Linkes (arterielles) Herz.
hr Rechtes (venöses) Herz.
hv Herzvorkammer (*atrium*).
hz Herz (*cor*).
i Entoderm.
iv Gallenblase (*vesica fellea*).
k Keimdrüsen (Geschlechtsdrüsen).
ks Kiemenspalten (Schlundspalten).
l Lederplatte (*corium*).
lb Leber (*hepar*).
lr Luftröhre (*trachea*).
lu Lunge (*pulmo*).
md Milchdrüse (*mamma*).
mg Magen (*stomachus*).
mh Mundhöhle.
mp Muskelplatte (*muscularis*).
n Nervenrohr (Medullarrohr).
n_1 Vorderhirn (Grosshirn).
n_2 Zwischenhirn (Sehhügel).
n_3 Mittelhirn (Vierhügel).
n_4 Hinterhirn (Kleinhirn).
n_5 Nachhirn (Nackenmark).
nc Gehirn.
nr Rückenmark (*medulla spinalis*).
o Mundöffnung (*osculum*).
p Bauchspeicheldrüse (*pancreas*)
q Sinnesorgane
r Rückenmuskeln.
rp Rippen (*costae*).
s Schädel (*cranium*).
sb Schambein (*os pubis*).
sh Schlundhöhle (*pharynx*).
sk Skelet-Platte.
sr Speiseröhre (*oesophagus*).
t Gekröse (*mesenterium*).
u Vornierengang (*Nephroductus*).
us Vornieren-Röhren (*Pronephridia*).
ur Vornieren-Rinne (*Nephrosulcus*).
uw Ursegmente (Urwirbel, Somiten).
v Urvene (Darmvene).
vc Cardinal-Venen.
vg Scheidencanal (*vagina*).
w Wirbel (*vertebra*).
wb Wirbelbogen.
wk Wirbelkörper
x Beine (Gliedmaassen).
z Zwerchfell (*diaphragma*).









Erklärung von Tafel IV und V.

Die beiden Tafeln IV und V sollen den Aufbau des menschlichen Körpers aus den Keimblättern theils ontogenetisch, theils phylogenetisch erläutern; Taf. IV enthält nur schematische Querschnitte (durch die Pfeilaxe und die Queraxe); Taf. V enthält nur schematische Längsschnitte (durch die Pfeilaxe und die Längsaxe), von der linken Seite betrachtet. Ueberall sind die beiden primären Keimblätter und ihre Producte durch dieselben Farben bezeichnet, und zwar das Hautsinnesblatt orange, das Darmdrüsenblatt grün. Das Mesoderm und seine Producte sind im Episoma oder Rückenleibe blau, hingegen im Hyposoma oder Bauchleibe roth angegeben. Die Buchstaben bedeuten überall dasselbe. In allen Figuren ist die Rückenfläche des Körpers nach oben, die Bauchfläche nach unten gekehrt.

Taf. IV. Schematische Querschnitte durch Wirbelthiere.

Fig. 1. **Querschnitt durch die Gastrula eines Urwirbelthieres** (*Amphioxus*, vgl. Fig. 10, Taf. V, Längsschnitt, und Fig. 38, 39, S. 167). Der ganze Körper ist Darmrohr (*d*); die Wand desselben besteht nur aus den beiden primären Keimblättern.

Fig. 2. **Querschnitt durch die Coelomula eines Urwirbelthieres** (*Amphioxus*) im Beginne der Coelomation. Die Rückenwand des Urdarms (*du*) sondert sich in die Anlage der medianen Chorda (*ch*) und der paarigen Coelom-Taschen (*ct*). Das Nervenrohr (*n*) beginnt sich von der Hornplatte (*e*) abzuschnüren.

Fig. 3. **Querschnitt durch die Chordula** (Fig. 80—83, S. 232). Die axiale Chorda (*ch*) liegt zwischen dem dorsalen Nervenrohr (*n*) und dem ventralen Darmrohr (*d*). Die Coelom-Tasche ist in der linken (jüngeren) Hälfte noch einfach (*ct*); in der rechten (älteren) Hälfte wird sie durch die Seitenfurche in eine dorsale Muskeltasche (Myocoel, *cm*) und eine ventrale Geschlechtstasche (Gonocoel, *cg*) geschieden. *mp* Muskelplatte. *gp* Geschlechtsplatte. *l* Lederplatte. *h* Hornplatte (Oberhaut).

Fig. 4. **Querschnitt durch ein ideales Urwirbel-Thier** (*Prospondylus* oder *Vertebraea*, S. 256). Die Coelom-Tasche ist in der linken (jüngeren) Hälfte noch einfach und öffnet sich nach aussen durch ein Vornieren-Canälchen (*us*) in die laterale Vornieren-Rinne (*ur*); in der rechten (älteren) Hälfte ist ihr Dorsal-Theil als Muskeltasche (*cm*) geschieden vom Ventraltheil als Geschlechtstasche (*cg*); letztere mündet durch ein Vornieren-Canälchen (*us*) in den Vornierengang (*u*), der sich von der Hornplatte (*h*) abgeschnürt hat. Rechte und linke Leibeshöhle sind noch getrennt. In der Darmfaserwand zeigen sich die ersten Blutgefässe, oben die Urarterie (Aorta, *ao*), unten die Urvene (Principal-Vene oder Subintestinal-Vene *v*). *ch* Chorda. *n* Markrohr. *d* Darmrohr. *gp* Geschlechtsplatte. *mp* Muskelplatte. *l* Lederplatte. *h* Hornplatte.

Fig. 5. **Querschnitt durch einen Urfisch-Keim** (Selachier-Embryo). Die Verhältnisse der Zusammensetzung sind fast dieselben, wie bei dem vorhergehenden Querschnitte des Urwirbelthieres (Fig. 4); nur sind unten bereits rechte und linke Coelom-Tasche zusammengeflossen. Dadurch ist eine einfache Leibeshöhle entstanden (Metacoel oder Pleuroperitoneal-Höhle). Auch ist die Skeletplatte (aus dem Medial-Theil der dorsalen Coelom-Tasche entstanden) mehr entwickelt, und bildet selbstständige „Urwirbel-Hälften" (*wk*). Wie in Figur 4, so ist auch in Fig. 5 hypothetisch angenommen, dass sich das Coelom ursprünglich durch segmentale Canälchen (Pronephridien) nach aussen öffnet (links!), während später (rechts!) dorsale und ventrale Coelomtaschen sich vollständig abschnüren.

Fig. 6. **Querschnitt durch die Keimscheibe eines Amnioten** (oder höheren Wirbelthieres), mit der Anlage der ältesten Organe. (Vergl. den Querschnitt des Hühnchenkeims vom zweiten Brütetage, Fig. 131, S. 305). Das Markrohr (*n*) und die Urnierengänge (*u*) sind von der Hornplatte (*h*) abgeschnürt. Beiderseits der Chorda (*ch*) haben sich die Urwirbel (*uw*) und die Seitenblätter differenzirt. Zwischen dem Hautfaserblatte (*hf*) und dem Darmfaserblatte (*df*) ist die erste Anlage der Leibeshöhle oder des Coeloms sichtbar (*cg*); darunter die beiden primitiven Aorten (*ao*).

Fig. 7. **Querschnitt durch die Keimscheibe desselben Amnioten** etwas weiter entwickelt als Fig. 3. (Vergl. den Querschnitt des Hühnchenkeims vom dritten Brütetage, Fig. 138, S. 312). Markrohr (*n*) und Chorda (*ch*) beginnen bereits von den Urwirbeln (*uw*) umschlossen zu werden. Die Urnierengänge (*u*) sind durch die Lederplatte (*l*) schon vollständig von der Hornplatte (*h*) getrennt. *c* Leibeshöhle. *ao* Aorten. Das Hautblatt erhebt sich rings um den Embryo als Amnionfalte (*am*); dadurch entsteht ein Hohlraum zwischen Amnionfalte und Dottersack-Wand (*ds*), das Pericoel (Serocoelom) oder Extrafetal-Coelom (*cx*).

Fig. 8. **Querschnitt durch die Beckengegend** und die Hinterbeine vom Embryo eines Amnioten (oder höheren Wirbelthieres). (Vergl. den Querschnitt eines Hühnchen-Keimes vom fünften Brütetage, Fig. 168 S. 349.) Das Markrohr (*n*) ist bereits ganz von beiden Bogen-Hälften des Wirbels (*wb*) umschlossen, ebenso die Chorda und ihre Scheide von beiden Hälften des Wirbelkörpers (*wk*). Die Lederplatte (*l*) hat sich ganz von der Muskelplatte (*mp*) gesondert. Die Hornplatte (*h*) ist an der Spitze der Hinterbeine (*x*) stark verdickt. Die Geschlechtsleisten (*g*) ragen weit in die Leibeshöhle (*c*) vor, und liegen ganz nahe dem Vornierengang (*u*). Das Darmrohr (*d*) ist durch ein Gekröse (*t*) unterhalb der Haupt-Aorta (*t*) und der beiden Cardinalvenen (*n*) an der Rückenfläche der Leibeswand befestigt. Unten ist mitten in der Bauchwand der Stiel der Allantois sichtbar (*al*).

Fig. 9. **Querschnitt durch den Brustkorb des Menschen** (Schematisch). Das Markrohr (*n*) ist vom entwickelten Wirbel (*w*) ringförmig umschlossen. Von dem Wirbel geht rechts und links eine bogenförmige Rippe ab, welche die Brustwand stützt (*rp*). Unten auf der Bauchfläche liegt zwischen rechter und linker Rippe das Brustbein oder Sternum (*bb*). Aussen über den Rippen (und den Zwischenrippenmuskeln) liegt die äussere Haut, gebildet aus der Lederplatte (*l*) und der Hornplatte (*h*). Die Brusthöhle (oder der vordere Theil des Coeloms, *c*), ist grösstentheils von den beiden Lungen (*lu*) eingenommen, in welchen sich baumförmig die Luftröhrenäste verzweigen. Diese münden alle zusammen in die unpaare Luftröhre (*lr*), welche weiter oben am Halse in die Speiseröhre (*sr*) einmündet. Zwischen Darmrohr und Wirbelsäule liegt die Aorta (*t*). Zwischen Luftröhre uud Brustbein liegt das Herz, durch eine Scheidewand in zwei Hälften getrennt. Das linke Herz (*hl*) enthält nur arterielles, das rechte

(*hr*) nur venöses Blut. Jede Herzhälfte zerfällt durch ein Klappenventil in eine Vorkammer und eine Kammer. Das Herz ist hier schematisch in der (phylogenetisch) ursprünglichen symmetrischen Lagerung (in der Mitte der Bauchseite) dargestellt. Beim entwickelten Menschen und Affen liegt das Herz unsymmetrisch und schief, mit der Spitze nach links.

Taf. V. Schematische Längsschnitte durch Wirbelthiere.

Alle Längsschnitte der Taf. V sind von der linken Seite gesehen.

Fig. 10. **Längsschnitt durch die Gastrula eines Urwirbelthieres** (*Amphioxus*, vergl. Fig. 1, Taf. IV, Querschnitt, und Fig. 38, 39, S. 167.) Die Urdarmhöhle (*d*) öffnet sich hinten durch den Urmund (*au*). Der Körper besteht bloss aus den beiden primären Keimblättern. Am Bauchrande des Urmundes ist eine von den beiden grossen Polzellen des Mesoderms sichtbar. (Coelom-Polzellen, *cp*.)

Fig. 11. **Längsschnitt durch die Chordula** (Fig. 80—83, S. 232). Das dorsale Markrohr (*n*) ist hinten durch den neurenterischen Canal (*cn*) mit dem Darmrohr (*du*) verbunden; zwischen beiden liegt die axiale Chorda (*ch*).

Fig. 12. **Seiten-Ansicht eines Urwirbelthieres** (*Prospondylus*, Fig. 95—99, S. 256); von der linken Seite. Die axiale Chorda (*ch*) trennt Episom und Hyposom. In der Kopf-Hälfte ist oben das Gehirn (*nc*), unten der Kiemendarm (*ks*) sichtbar, mit 8 Paar Kiemenspalten; in der Rumpfhälfte oben das Rückenmark (*nr*) und die Muskelplatten (*mp*); unten die segmentalen Gonaden (*g*). *a* After. *o* Mund. *mh* Mundhöhle. *q* Sinnesorgane. *hz* Herz.

Fig. 13. **Längsschnitt durch einen Urfisch** (*Proselachius*), einen nächsten Verwandten der heutigen Haifische und hypothetischen Vorfahren des Menschen. (Die Flossen sind fortgelassen.) Das Markrohr hat sich in die fünf primitiven Hirnblasen (n_1—n_5) und in das Rückenmark (*nr*) gesondert (vergl. Fig. 15 und 16). Das Gehirn ist vom Schädel (*s*), das Rückenmark vom Wirbelcanal umschlossen (über dem Rückenmark die Wirbelbogen, *wb*; unter demselben die Wirbelkörper *wk*; unter letzteren ist der Ursprung der Rippen angedeutet). Vorn hat sich aus der Hornplatte ein Sinnesorgan entwickelt (*q*). Das Darmrohr (*d*) hat sich in folgende Theile gesondert: Mundhöhle (*mh*), Schlundhöhle mit sechs Paar Kiemenspalten (*ks*), Schwimmblase (= Lunge, *lu*), Speiseröhre (*sr*), Magen (*mg*), Leber (*lb*) mit der Gallenblase (*i*), Dünndarm (*dd*) und Mastdarm mit der Afteröffnung (*a*). Unter dem Enddarm liegt die Geschlechtsdrüse (*g*), höher die Urniere (*un*). Unter der Schlundhöhle liegt das Herz, mit Vorkammer (*hv*) und Herzkammer (*hk*).

Fig. 14. **Längsschnitt durch den Embryo eines Amnioten** (oder höheren Wirbelthieres), um das Verhalten des Darmrohres zu den Anhängen zu zeigen. In der Mitte tritt aus dem Darmrohr der langgestielte Dottersack (oder die Nabelblase) hervor (*ds*); ebenso ragt hinten aus dem Darm die langgestielte Allantois hervor (*al*). Unter dem Vorderdarm das Herz (*hz*). *ah* Amnionhöhle. Der ventrale Theil des Amnion (*ah*) umfasst scheidenartig die Stiele des Lecithom und der Allantois (Nabelstrang).

Fig. 15. **Längsschnitt durch einen menschlichen Embryo** von fünf Wochen (vergl. Fig. 14). Das Amnion und die Placenta nebst dem Urachus ist weggelassen. Das Markrohr hat sich in die fünf primitiven Hirnblasen (n_1—n_5) und das Rückenmark (*nr*) gesondert (vergl. Fig. 13 und 16). Das Gehirn umgiebt der Schädel (*s*); unter dem Rückenmark die Reihe der Wirbelkörper (*wk*). Das Darmrohr hat sich in folgende Abschnitte differenzirt: Schlundhöhle mit drei Paar Kiemenspalten (*ks*), Lunge

(*lu*), Speiseröhre (*sr*), Magen (*mg*), Leber (*lb*), Dünndarmschlinge (*dd*), in welche der Dottersack (*ds*) einmündet, Harnblase (*hb*) und Mastdarm. *hz* Herz. Der Rest des Schwanzes ist noch deutlich sichtbar.

Fig. 16. **Längsschnitt durch ein erwachsenes menschliches Weib.** Alle Theile sind vollständig entwickelt, um jedoch klar die Verhältnisse der Lagerung und der Beziehung zu den vier secundären Keimblättern darzustellen, schematisch reducirt und vereinfacht. Am Gehirn haben sich die fünf ursprünglichen Hirnblasen (Fig. 15 n_1—n_5) in der nur den höheren Säugethieren eigenthümlichen Weise gesondert und umgebildet: n_1 Vorderhirn oder Grosshirn (alle übrigen vier Hirnblasen überwiegend und bedeckend); n_2 Zwischenhirn oder Sehhügel; n_3 Mittelhirn oder Vierhügel; n_4 Hinterhirn oder Kleinhirn; n_5 Nachhirn oder Nackenmark, übergehend in das Rückenmark (*nr*). Das Gehirn ist vom Schädel (*s*), das Rückenmark vom Wirbelcanal umschlossen; über dem Rückenmark die Wirbelbogen und Dornfortsätze (*wb*), unter demselben die Wirbelkörper (*wk*). Das Darmrohr hat sich in folgende hinter einander gelegene Theile gesondert: Mundhöhle, Schlundhöhle (in der früher die Kiemenspalten, *ks*, sich befanden), Luftröhre (*lr*) mit Lunge (*lu*), Speiseröhre (*sr*), Magen (*mg*), Leber (*lb*) mit Gallenblase (*iv*), Bauchspeicheldrüse oder Pancreas (*p*), Dünndarm (*dd*) und Dickdarm (*dc*), Mastdarm mit After (*a*). Die Leibeshöhle oder das Coelom (*c*) ist durch das Zwerchfell (*z*) in zwei getrennte Höhlen zerfallen, in die Brusthöhle (c_1), in welcher vor den Lungen das Herz liegt (*hz*), und in die Bauchhöhle, in welcher die meisten Eingeweide liegen. Vor dem Mastdarm liegt die weibliche Scheide (*vg*), welche in den Fruchtbehälter führt (Uterus oder Gebärmutter, *f*); in diesem entwickelt sich der Embryo, hier angedeutet durch eine kleine Keimblase (*em*). Zwischen Fruchtbehälter und Schambein (*sb*) liegt die Harnblase (*hb*), der Rest des Allantois-Stieles. Die Hornplatte (*h*) überzieht den ganzen Körper als Oberhaut und kleidet auch die Mundhöhle, die Afterhöhle und die Höhle der Scheide und des Fruchtbehälters aus. Ebenso ist die Milchdrüse (die Brustdrüse oder Mamma, *md*) ursprünglich aus der Hornplattegebildet.

Vierzehnter Vortrag.

Die Gliederung der Person.

„Für die Gesammtorganisation der Wirbelthiere ist das Auftreten eines inneren Skeletes in bestimmten Lagerungs-Beziehungen zu den übrigen Organ-Systemen, sowie die Gliederung des Körpers in gleichwerthige Abschnitte hervorzuheben. Diese Metamerenbildung äussert sich mehr oder minder deutlich an den meisten Organen, und durch ihre Ausdehnung auf das Axen-Skelet gliedert sich auch dieses allmählich in einzelne Abschnitte, die Wirbel. Diese sind aber nur als der theilweise Ausdruck einer Gesammtgliederung des Körpers anzusehen, die insofern wichtiger ist, als sie früher auftritt als am anfänglich ungegliederten Axen-Skelete. Sie kann daher als primitive oder Urwirbelbildung aufgefasst werden, an welche die Gliederung des Axen-Skelets als secundäre Wirbelbildung sich anschliesst."

Carl Gegenbaur (1870).

Wirbelthiere und Gliederthiere. Metameren und Somiten. Kopfsegmente und Rumpfsegmente. Gliederung der Acranier und Cranioten. Episomiten (Myotome und Sklerotome). Hyposomiten (Nephrotome und Gonotome). Ursprüngliche Gliederung der Leibeshöhle.

Inhalt des vierzehnten Vortrages.

Metamerie oder Gliederung des höheren Thier-Körpers; Zerfall in eine Kette von Segmenten oder Folgestücken. Innere Gliederung der Wirbelthiere und äussere Segmentation der Gliederthiere ähnlich, aber grundverschieden. Beginn der Gliederung der Amnioten in der Mitte des Keimschildes. Zunahme der Somiten oder Ursegmente von vorn nach hinten. Ihre Zahl beim Menschen. Kopfsegmente und Rumpfsegmente. Gliederung des Amphioxus. Abschnürung der Somiten oder der einzelnen Ursegmente vom Vorderende der Coelom-Taschen. Theilung jedes Ursegmentes in eine dorsale Hälfte (Myotom) und eine ventrale Hälfte (Gonotom). Segmentirung der Cranioten: Segmentale Urwirbelplatten und ungegliederte Seitenplatten. Differenzirung der Metameren bei den Fischen, Amphibien und Amnioten. Segmentirung des Episoma und Hyposoma. Ursprüngliche Metamerie der Gonaden und Nephridien. Gliederung des Kopfdarms: Kiemenspalten und Kiemenbogen. Primäre und secundäre Metamerie. Monomere Organe: Herz, Lunge, Leber, Sinnesorgane, Gliedmaassen. Aehnlichkeit der Wirbelthier-Embryonen.

Litteratur:

Johannes Müller, 1835—1845. *Vergleichende Anatomie der Myxinoiden.*

Carl Gegenbaur, 1858. *Grundzüge der vergleichenden Anatomie.* (*II. Aufl.* 1870.)

Ernst Haeckel, 1866. *Allgemeine Structurlehre oder Individualitätslehre.* (*III. Buch der Generellen Morphologie.*)

Carl Gegenbaur, 1872. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere.* (*III. Das Kopfskelet der Selachier, ein Beitrag zur Erkenntniss der Genese des Kopfskeletes der Wirbelthiere.*)

Robert Wiedersheim, 1884. *Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere.* (*II. Aufl.* 1888.)

Carl Gegenbaur, 1887. *Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskeletes.* (*Morphol. Jahrb. Bd. XIII.*)

Eduard Meyer, 1890. *Abstammung der Anneliden.* (*Biol. Centralbl. X,* 10.)

XIV.

Meine Herren!

Der Stamm der Wirbelthiere, aus welchem unser Geschlecht als eine der jüngsten und vollkommensten Früchte des biogenetischen Natur-Processes entsprossen ist, wird mit Recht an die Spitze des Thierreichs gestellt. Dieser Vorrang gebührt ihm nicht allein desshalb, weil thatsächlich der Mensch alle anderen Thiere weit überflügelt und sich zum „Herrn der Schöpfung“ emporgeschwungen hat; sondern auch weil der Organismus der Wirbelthiere an Körpergrösse, an Zusammensetzung des Körperbaues und Vollkommenheit der Lebensthätigkeiten alle anderen Thierstämme bei weitem übertrifft. Sowohl in morphologischer als in physiologischer Beziehung erhebt sich das Phylum der Vertebraten hoch über alle übrigen, die „wirbellosen Thiere“.

Nur ein einziger unter den zwölf Stämmen des Thierreichs kann sich in vieler Beziehung mit dem der Wirbelthiere messen und erreicht in manchen Punkten eine ähnliche, oder selbst höhere Bedeutung; das ist der Stamm der Gliederthiere (*Articulata*), zusammengesetzt aus drei Hauptklassen oder Cladomen: I. Ringelwürmer oder *Annelida* (Regenwürmer, Egel und Verwandte); II. Krustenthiere oder *Crustacea* (Krebsthiere und Schildthiere); III. Luftrohrthiere oder *Tracheata* (Peripatiden, Tausendfüsser, Spinnen und Insecten). Das Phylum der Articulaten übertrifft nicht allein die Wirbelthiere, sondern auch alle anderen Thierstämme an Mannichfaltigkeit der Formen, Zahl der Arten, Massenentwickelung der Individuen und allgemeiner Bedeutung für den Haushalt der Natur.

Wenn demnach allgemein die Wirbelthiere einerseits, die Gliederthiere anderseits als die bedeutendsten und die vollkommensten unter den zwölf Stämmen des Thierreichs angesehen werden, so drängt sich uns die Frage auf, ob diese bevorzugte Stellung vielleicht in einer besonderen, beiden gemeinsamen Eigenthümlich-

keit ihrer Organisation begründet ist? Die Antwort lautet, dass eine solche in der That existirt: es ist die segmentale Gliederung oder die transversale Articulation des Körpers, die wir mit einem Worte kurz Metamerie nennen. Bei allen Vertebraten und Articulaten besteht der entwickelte Körper des Individuums, den wir als „Person" bezeichnen, aus einer Kette von hinter einander liegenden Gliedern (Segmenten, Folgestücken oder Metameren); im Keime oder Embryon werden dieselben als Ursegmente oder Somiten unterschieden. In jedem dieser Metameren wiederholt sich eine gewisse Gruppe von Organen in ähnlicher Zusammensetzung und Anordnung, so dass wir jedes Segment als eine individuelle Einheit, als ein besonderes, der ganzen Persönlichkeit subordinirtes „Individuum" ansehen dürfen.

Die Aehnlichkeit der morphologischen Gliederung und der daraus entspringenden physiologischen Vervollkommnung in den beiden Stämmen der Vertebraten und Articulaten hat dazu verleitet, eine directe phylogenetische Verwandtschaft zwischen beiden anzunehmen und die ersteren direct von den letzteren abzuleiten. Die Ringelwürmer oder Anneliden sollten die unmittelbaren Vorfahren nicht allein der Crustaceen und Tracheaten, sondern auch der Vertebraten sein. Wir werden uns später (im XX. Vortrage) überzeugen, dass diese „Anneliden-Theorie der Vertebraten" vollkommen irrthümlich ist und die wichtigsten Unterschiede und Gegensätze in der Organisation der beiden grossen Thierstämme ignorirt. Die innere Gliederung der Wirbelthiere ist von der äusseren Articulation der Gliederthiere ebenso fundamental verschieden, wie ihre Skeletbildung, ihr Nerven-System, ihr Gefässsystem u. s. w. Beide haben die Metamerie in ganz verschiedener Weise ausgebildet. Die ungegliederte Chordula (Fig. 80—83, S. 232), die wir als eine der wichtigsten palingenetischen Keimformen der Wirbelthiere kennen gelernt haben, und aus der wir auf eine entsprechende gemeinsame Stammform aller Vertebraten und Tunicaten schliessen, ist als Stammform der Articulaten ganz undenkbar.

Alle gegliederten Thiere stammen ursprünglich von ungegliederten ab; dieser phylogenetische Satz steht ebenso unerschütterlich fest, als die ontogenetische Thatsache, dass jeder gegliederte Thierkörper aus einem ungegliederten Keime hervorgeht. Aber die Organisation dieses Keimes ist in jenen beiden grossen Stämmen grundverschieden. Der palingenetische Chordula-Keim aller Vertebraten zeichnet sich aus durch das dorsale Medullarrohr und den neurenterischen Canal, welcher am Urmunde in das

ventrale Darmrohr übergeht, sowie durch die axiale, zwischen beiden gelegene Chorda. Alle Gliederthiere, sowohl die Anneliden als die Arthropoden (Crustaceen und Tracheaten) zeigen keine Spur von dieser typischen Organisation. Ausserdem ist die Entwickelung der wichtigsten Organ-Systeme in beiden Stämmen geradezu entgegengesetzt, wie aus der XIII. Tabelle hervorgeht (S. 351). Demnach muss auch die Gliederung oder Metamerie in beiden Stämmen unabhängig von einander erworben sein. Das ist in keiner Beziehung wunderbar, um so weniger, als selbst die Stengel-Gliederung der höheren Pflanzen analoge Verhältnisse zeigt, und als auch in einzelnen Gruppen anderer Thierstämme ähnliche Segmentirungen auftreten, so z. B. bei den Bandwürmern und bei Gunda (im Stamme der Platoden), bei den Seesternen und Seelilien (im Stamme der Echinodermen), bei den Scyphostomen (im Stamme der Cnidarien) u. s. w.

Die charakteristische innere Gliederung der Wirbelthiere und ihre Bedeutung für die Organisation dieses Stammes tritt uns unmittelbar und am auffallendsten bei der Betrachtung ihres Skeletes entgegen. Denn dessen centraler und wichtigster Theil, die knorpelige oder knöcherne Wirbelsäule, zeigt uns die Metamerie der Vertebraten handgreiflich in fester Form; sie besteht aus einer Kette von gleichwerthigen, hinter einander gelegenen Knorpel- oder Knochen-Stücken, die seit uralter Zeit als „Wirbel oder Würfel" (*Vertebrae*, *Spondyli*) bezeichnet werden. Jeder Wirbel ist in directer Verbindung mit einem besonderen individuellen Abschnitt des Muskelsystems, des Nervensystems, des Gefässsystems u. s. w. Die meisten „animalen Organe" nehmen also an dieser „Wirbelbildung oder Vertebration" Theil. Wir haben aber früher schon, als wir unsere eigene Vertebraten-Natur (im XI. Vortrage) betrachteten, uns überzeugt, dass dieselbe innere Gliederung auch schon bei den niedersten Urwirbelthieren, den Schädellosen (Acrania) auftritt, obwohl hier das ganze Skelet nur durch die einfache Chorda vertreten wird und völlig ungegliedert ist. Die primäre Gliederung geht also nicht vom Skelet, sondern vom Muskel-System aus und ist offenbar phylogenetisch durch vollkommnere Schwimm-Bewegungen der uralten Chordonier-Ahnen bedingt.

Es ist daher auch unrichtig, die ersten Anlagen der Metameren im Keime der Vertebraten als „Urwirbel" (*Protovertebrae*) zu bezeichnen; der Umstand, dass dieselben thatsächlich seit langer Zeit so bezeichnet werden, hat zu vielen Irrthümern und Missverständnissen geführt. Wir werden daher die sogenannten „Urwirbel" immer „Somiten" oder Ursegmente nennen. Will man den Be-

griff des „Urwirbels" beibehalten, so sollte er nur für das Sklerotom verwendet werden, d. h. für jenen kleinen dorso-medialen Theil der Somiten, aus welchem thatsächlich der spätere „Wirbel" sich entwickelt.

Der Beginn der Gliederung oder Metameren-Bildung fällt bei allen Wirbelthieren in eine sehr frühe Zeit der Keimbildung und deutet das hohe phylogenetische Alter dieses Processes an. Nachdem die Chordula (Fig. 80—83) ihre charakteristische Zusammensetzung vollendet hat, oft auch schon etwas früher, erscheinen bei den Amnioten in der Mitte des sohlenförmigen Keimschildes mehrere Paare von dunkeln quadratischen Flecken symmetrisch vertheilt zu beiden Seiten der Chorda (Fig. 125—128). Querschnitte (Fig. 131 *uw*) zeigen uns, dass dieselben der Stammzone (*Episoma*) des *Mesoderms* angehören und durch die Seitenfalten von der Parietalzone (*Hyposoma*) abgeschnürt sind; ihre Form im Querschnitt ist ebenfalls viereckig, fast quadratisch, so dass sich die Gestalt dieser dunkeln Körperchen als eine nahezu würfelförmige ergiebt. Diese paarigen „Würfel" des medialen Mesoderms sind die Anlagen der Ursegmente oder Somiten, die früher so genannten „Urwirbel" (Fig. 144—146 *uw*).

Unter den Säugethieren zeigen uns die Embryonen der Beutelratte schon nach 60 Stunden 3 Paar Urwirbel (Fig. 125, S. 300), nach 72 Stunden 8 Paare (Fig. 128). Langsamer entwickeln sie sich beim Keime des Kaninchens; dieses besitzt erst im Alter von 8 Tagen 3 Somiten (Fig. 126), einen Tag später 8 Somiten (Fig. 127, S. 301). Im bebrüteten Hühner-Ei treten die ersten Urwirbel schon 30 Stunden nach Beginn der Bebrütung auf (Fig. 144). Am Ende des zweiten Brütetages ist ihre Zahl schon auf 16—18 gestiegen (Fig. 146). Die Gliederung der mesodermalen Stammzone, welcher die Somiten oder „Urwirbelpaare" ihre Entstehung verdanken, schreitet also sehr rasch von vorn nach hinten fort, indem immer neue quere Einschnürungen der sogenannten „Urwirbel-Platten" sich bilden, eine hinter der andern. Das erste Ursegment, welches beim Keimschilde der Amnioten ungefähr in der Mitte seiner Länge auftritt, ist also das vorderste; aus diesem ersten Somit entsteht der erste Halswirbel nebst den zugehörigen Muskeln und Skelet-Theilen. Daraus ergiebt sich erstens, dass die Vermehrung der Ursegmente in der Richtung von vorn nach hinten erfolgt, unter stetigem Längen-Wachsthum des hinteren Körper-Endes; und zweitens, dass im Beginne der Segmentirung fast die ganze vordere Hälfte des sohlenförmigen Keim-

schildes der Amnioten dem zukünftigen Kopfe angehört, während der ganze übrige Körper aus seiner hinteren Hälfte entsteht. Wir werden daran erinnert, dass auch beim Amphioxus (wie bei unserem hypothetischen Urwirbelthier, Fig. 95—99) fast die ganze Vorderhälfte dem Kopfe, die Hinterhälfte dem Rumpfe entspricht.

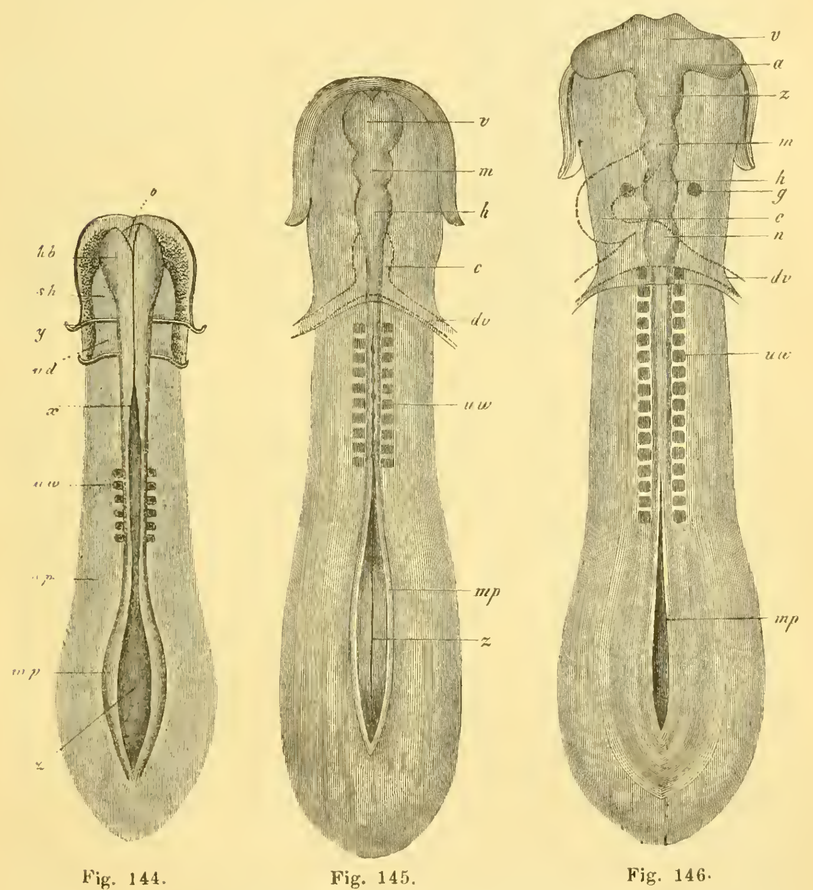


Fig. 144. Fig. 145. Fig. 146.

Fig. 144—146. **Sohlenförmiger Keimschild des Hühnchens**, in drei auf einander folgenden Stufen der Entwickelung, von der Rückenfläche gesehen, ungefähr 20mal vergrössert, etwas schematisch. Fig. 144 mit 6 Urwirbelpaaren. Gehirn eine einfache Blase (*hb*). Markfurche von *x* an noch weit offen; hinten bei *z* sehr erweitert. *mp* Markplatten. *sp* Seitenplatten. *y* Grenze zwischen Schlundhöhle (*sh*) und Kopfdarm (*vd*). Fig. 145 mit 10 Urwirbel-Paaren. Gehirn in drei Blasen zerfallen: *v* Vorderhirn, *m* Mittelhirn, *h* Hinterhirn. *c* Herz. *dv* Dottervenen. Markfurche hinten noch weit offen (*z*). *mp* Markplatten. Fig. 146 mit 16 Urwirbel-Paaren. Gehirn in fünf Blasen zerfallen: *v* Vorderhirn. *z* Zwischenhirn. *m* Mittelhirn. *h* Hinterhirn. *n* Nachhirn. *a* Augenblasen. *g* Gehörblasen. *c* Herz. *dv* Dottervenen. *mp* Markplatte. *uw* Urwirbel.

Das Mesoderm des Kopfes der Amnioten entwickelt sich aus den ungetheilten „Kopfplatten", welche sich durch Mangel der Gliederung von den „Urwirbel-Platten" des dahinter gelegenen Rumpfes auffallend unterscheiden. Wir werden aber sehen, dass jene einfache Beschaffenheit der Kopfplatten keine ursprüngliche, sondern eine cenogenetische ist. Bei niederen Wirbelthieren erscheint auch der Kopftheil deutlich gegliedert, mindestens aus 9 Somiten zusammengesetzt; und beim Embryo einiger paligenetischer Urfische haben sich neuerdings sogar 12—14 Ursegmente des Kopfes nachweisen lassen. Bei den höheren Wirbelthieren sind aber diese „Kopf-Somiten" (— ähnlich wie auch die Kopf-Metameren der höheren Gliederthiere —) so frühzeitig verschmolzen, dass es erst den scharfsinnigen Untersuchungen von GEGENBAUR (1872) gelungen ist, sie auf dem Wege der vergleichenden Anatomie nachzuweisen. Später wurde dieser Nachweis mit Hülfe der vergleichenden Ontogenie von Anderen bestätigt; wir werden im XXVI. Vortrage bei der „Schädeltheorie" darauf zurückkommen.

Die Zahl der Metameren, sowie der embryonalen Somiten oder „Ursegmente", aus denen sie hervorgehen, ist bei den Wirbelthieren äusserst verschieden, je nachdem der hintere Körpertheil kurz oder durch Ausbildung eines Schwanzes verlängert ist. Beim erwachsenen Menschen ist der Rumpf (mit Inbegriff des rudimentären Schwanzes) aus 33 Metameren zusammengesetzt, deren festes Centrum in der axialen Wirbelsäule ebenso viele Wirbel bilden (7 Halswirbel, 12 Brustwirbel, 5 Lendenwirbel, 5 Kreuzwirbel, 4 Schwanzwirbel). Dazu müssen aber nun noch mindestens neun Kopfwirbel gerechnet werden, welche ursprünglich den Schädel (— wie bei allen Schädelthieren —) zusammensetzen. Die Gesammtzahl der Ursegmente unseres menschlichen Körpers würde demnach mindestens 42 betragen; sie würde auf 45—48 steigen, wenn man (nach neueren Untersuchungen) die Zahl der ursprünglichen „Schädel-Segmente" auf 12—15 schätzt. Bei den schwanzlosen Menschen-Affen oder Anthropoiden ist die Gesammtzahl der Metameren dieselbe wie beim Menschen, oder nur um ein bis zwei Somiten verschieden; viel grösser aber ist sie bei den langschwänzigen Affen und den meisten übrigen Säugethieren. Bei langgestreckten Schlangen und Fischen steigt dieselbe auf mehrere Hundert (bisweilen über vierhundert).

Um die wahre Natur und Entstehung der Körper-Gliederung beim Menschen und den höheren Wirbelthieren richtig zu verstehen, ist es unerlässlich, sie mit derjenigen der niederen Vertebraten

kritisch zu vergleichen und dabei den phylogenetischen Zusammenhang aller Glieder dieses Stammes beständig im Sinne zu behalten. Dabei liefert uns wieder die palingenetische Entwickelung des unschätzbaren *Amphioxus* den wahren Schlüssel für die verwickelteren und cenogenetisch modificirten Keimungs-Verhältnisse der *Cranioten* oder Schädelthiere. Auch hier wieder sind es die mustergültigen Untersuchungen von HATSCHEK, welche diese bedeutungsvollen, von

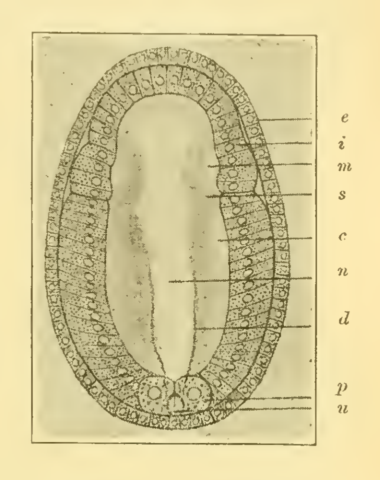


Fig. 147. Keim des Amphioxus, 16 Stunden alt, vom Rücken gesehen. Nach HATSCHEK. *d* Urdarm. *u* Urmund. *p* Polzellen des Mesoderms. *c* Coelomtaschen, *m* deren erstes Ursegment. *n* Medullar-Rohr. *i* Entoderm. *e* Exoderm. *s* Erste Segment-Falte.

KOWALEVSKY vor zwanzig Jahren entdeckten Verhältnisse des niedersten Wirbelthieres uns in aller wünschenswerthen Klarheit vor Augen geführt haben. Die G l i e d e r u n g d e s A m p h i o x u s fängt schon sehr frühzeitig an, früher als bei den Cranioten. Kaum sind die beiden Coelom-Taschen aus dem Urdarm hervorgewachsen (Fig. 147 *c*), so beginnt auch schon das blinde, vorderste Stück derselben (der vom Urmund, *u*, entfernteste Theil) sich durch eine Querfalte (*s*) abzuschnüren; das ist das erste Ursegment (*m*). Gleich darauf beginnt auch der hintere Theil der Coelom-Taschen durch neue Querfalten in eine Reihe von Stücken zu zerfallen (Fig. 148). Die transversalen Einschnitte der Coelom-Säcke liegen in einer verticalen, zur Längsaxe des Körpers senkrechten Ebene und beginnen auf deren Rückenseite (Fig. 149). Von da nach unten fortschreitend, schneiden sie in dieser Transversal-Ebene vollständig durch und theilen so jeden Coelom-Sack in eine Reihe von rundlich-würfelförmigen Bläschen. Das vorderste von diesen Ursegmenten (us_1) ist das erste und älteste; in Fig. 148 und 149 sind bereits fünf gebildet. Eines hinter dem anderen schnüren sie sich so rasch ab, dass 24 Stunden nach Beginn der Entwickelung bereits 8, und 24 Stunden später schon 17 Paare fertig sind. Ihre Zahl nimmt zu, indem der Keim nach hinten fortwächst und sich verlängert, und von den beiden Ur-Mesoderm-Zellen aus (am Urmunde) immer neue Zellen gebildet werden (Fig. 150—152).

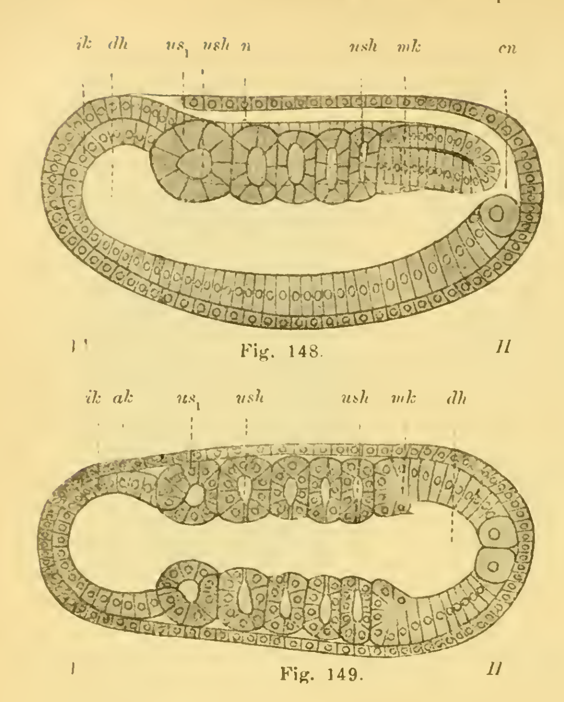


Fig. 148.

Fig. 149.

Fig. 148 und 149 **Keim des Amphioxus, 20 Stunden alt, mit fünf Somiten** (oder „Urwirbel-Paaren"). Fig. 148 von der linken Seite, Fig. 149 von der Rücken-Seite. Nach HATSCHEK. *V* Vorder-Ende, *H* Hinter-Ende, *ak*, *mk*, *ik* äusseres, mittleres, inneres Keimblatt; *dh* Darmrohr, *n* Nervenrohr, *cn* Canalis neurentericus, *ush* Coelom-Taschen (oder Ursegmenthöhlen). us_1 Erstes (vorderstes) Ursegment.

Diese typische Gliederung der beiden einfachen Coelom-Säcke beginnt beim Lanzetthierchen sehr früh, ehe dieselben noch vom Urdarm abgeschnürt sind, so dass anfangs jede Ursegment-Höhle (*ush*) noch durch eine enge Oeffnung mit dem Urdarm communicirt, ähnlich einer „Darmdrüse". Sehr rasch aber schliesst sich diese Oeffnung durch vollständige Abschnürung, und zwar ebenfalls von vorn nach hinten regelmässig fortschreitend. Die geschlossenen bläschenförmigen Somiten dehnen sich dann stärker aus, so dass ihre obere Hälfte nach oben zwischen Exoderm (*ak*) und Nervenrohr (*n*), die untere Hälfte zwischen Exoderm und Darmrohr (*dh*) spaltförmig hineinwächst (Fig. 153 *c*, linke Hälfte der Figur). Später trennen sich beide Hälften vollständig, indem eine laterale Längsfalte zwischen beiden durchschneidet (mk_1, rechte Hälfte von Fig. 153). Die dorsalen Ursegmente (*sd*) liefern die Rumpf-Muskulatur, und zwar in der ganzen Länge des Körpers (Fig. 151); ihre Höhle verschwindet später. Die ventralen Somiten hingegen lassen aus ihrem obersten Abschnitt die Pronephridien oder Vornieren-Canälchen entstehen, aus dem unteren die segmentalen Anlagen der Geschlechtsdrüsen oder Gonaden. Die Scheidewände der muskulösen D o r s a l - Stücke (*Myotome*) bleiben bestehen und bedingen

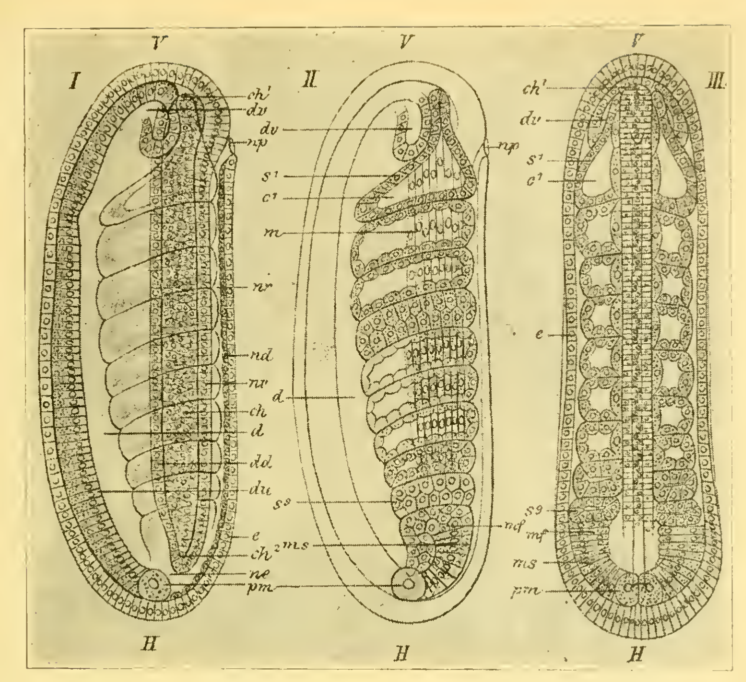


Fig. 150. Fig. 151. Fig. 152.

Fig. 150—152. **Keim des Amphioxus, 24 Stunden alt, mit 8 Somiten.** Nach Hatschek. Fig. 150 und 151 Seiten-Ansicht (von links). Fig. 152 Rücken-Ansicht. In Fig. 150 sind nur die Umrisse der 8 Ursegmente gezeichnet, in Fig. 151 ihre Höhlen und Muskelwände. *V* Vorderende. *H* Hinterende. *d* Darm, *du* untere, *dd* obere Darmwand. *ne* Canalis neurentericus. *uv* Ventrale, *vd* dorsale Wand des Nervenrohrs. *np* Neuroporus. *dv* Vordere Darmtasche. *ch* Chorda. *pm* Polzellen des Mesoderms (*ms*).

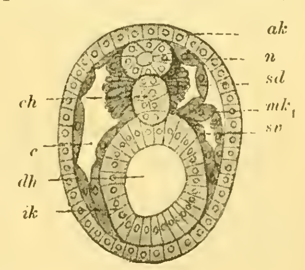


Fig. 153. **Querschnitt durch die Mitte eines Amphioxus-Keimes mit 11 Ursegmenten.** Nach Hatschek. Links ist das Ursegment noch einfach, rechts bereits durch die Lateral-Falte (mk_1) in eine dorsale und ventrale Hälfte zerfallen. *ak*, *mk*, *ik* äusseres, mittleres, inneres Keimblatt. *n* Nervenrohr, *ch* Chorda, *dh* Darmrohr. *sd* Dorsal-Somit, *sv* Ventral-Somit. *c* Coelom.

die dauernde Gliederung des Vertebraten-Organismus. Dagegen die Scheidewände der ausgedehnten Ventral-Stücke (*Gonotome*) verdünnen sich und verschwinden später theilweise, so dass ihre Hohlräume zu der Bildung des Metacoels oder der einfachen bleibenden Leibeshöhle zusammenfliessen.

Wesentlich in derselben Weise, wie bei diesem uralten Acranier, vollzieht sich die Körper-Gliederung, von den Coelom-Taschen aus-

gehend, auch bei den übrigen Wirbelthieren, den Cranioten. Während aber dort zuerst die transversale Theilung der Coelom-Säcke (durch verticale Querfalten) auftritt und dann die dorsoventrale Theilung (durch die horizontale Längsfalte) nachfolgt, ist es bei den Schädelthieren umgekehrt: zuerst zerfällt hier jede der beiden langgestreckten Coelom-Taschen durch eine laterale Längsfalte in einen dorsalen Abschnitt (Ursegment-Platten) und in einen ventralen Abschnitt (Seiten-Platten). Nur die ersteren werden dann durch die nachfolgenden verticalen Querfalten in die einzelnen Ursegmente zerlegt; die letzteren hingegen (beim Amphioxus vorübergehend segmentirt) bleiben hier ungetheilt und bilden durch Auseinanderweichen ihrer parietalen und visceralen Platten jederseits eine von Anfang an einheitliche Leibeshöhle. Unzweifelhaft ist auch in diesem Falle wieder das Verhalten der jüngeren Cranioten als das cenogenetisch modificirte zu betrachten und von dem palingenetischen Keimungs-Processe der älteren Acranier abzuleiten.

Eine interessante Mittelstufe zwischen den Acraniern und den Fischen bilden in diesen, wie in vielen anderen Beziehungen die Cyclostomen (Myxinoiden und Petromyzonten, vergl. den XXI. Vortrag). Insbesondere steht die Entwickelung ihrer Muskel-Segmente (aus den Dorsal-Somiten) näher derjenigen des Amphioxus als der übrigen Wirbelthiere (der Gnathostomen). Das hängt damit zusammen, dass auch den Cyclostomen, ebenso wie den Acraniern, die Wirbelsäule noch fehlt, und dass in beiden Gruppen die Körper-Gliederung noch einen sehr einfachen und primitiven Charakter trägt; insbesondere bleibt die Kopf-Bildung noch auf einer sehr tiefen Stufe stehen, und paarige Gliedmaassen fehlen vollständig. Viel verwickelter gestalten sich diese Keimungs-Verhältnisse bei den Fischen, mit denen die lange Reihe der kiefermündigen, mit zwei Paar Extremitäten versehenen Wirbelthiere beginnt.

Unter den Fischen sind es vor Allen wieder die Selachier oder Urfische, welche uns in diesen, wie in vielen anderen phylogenetischen Fragen die wichtigste Auskunft ertheilen (Fig. 154, 155). Besonders die sorgfältigen Untersuchungen von Rückert und Van Wijhe haben hier werthvolle Aufschlüsse gegeben. Die Producte des mittleren Keimblattes werden hier schon theilweise zu der Zeit deutlich, wo noch die dorsalen Ursegmenthöhlen (oder Myocoelen, *h*) mit der ventralen Leibeshöhle (*lh*) zusammenhängen (Fig. 154). In der rechts daneben stehenden Figur 155, einem wenig älteren Keime, sind diese Höhlen bereits getrennt. Die äussere oder laterale Wand des dorsalen Ursegmentes liefert die Lederplatte

oder Cutisplatte (*cp*), die Grundlage der bindegewebigen Lederhaut. Aus seiner inneren oder medialen Wand dagegen entwickelt sich die Muskel-Platte (*mp*, die Anlage der Rumpf-Muskulatur) und die Skelet-Platte, die Bildungsmasse der Wirbelsäule (*sk*).

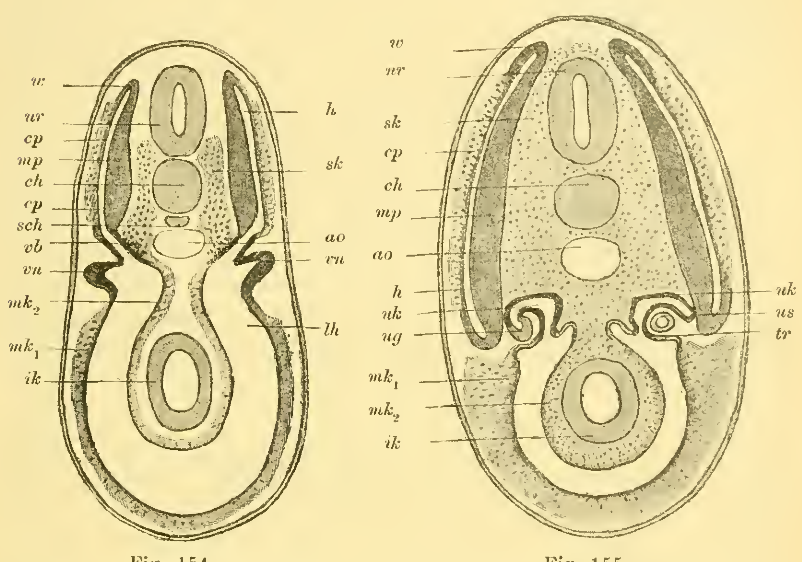


Fig. 154. Fig. 155.

Fig. 154 und 155. **Querschnitte durch Haifisch-Embryonen** (durch die Gegend der Vorniere). Nach Wijhe und Hertwig. In Fig. 155 sind die dorsalen Ursegmenthöhlen (*h*) bereits von der Leibeshöhle (*lh*) getrennt, während sie etwas früher (in Fig. 154) noch zusammenhängen. *nr* Nervenrohr. *ch* Chorda. *sch* Subchordaler Strang. *ao* Aorta. *sk* Skeletplatte. *mp* Muskelplatte. *cp* Cutisplatte. *w* Verbindung der letzteren (Wachsthumszone) *vn* Vorniere. *ug* Urnieren-Gang. *uk* Urnieren-Canälchen. *us* Abschnürungs-Stelle desselben. *tr* Urnieren-Trichter. *mk* Mittleres Keimblatt (mk_1 parietales, mk_2 viscerales). *ik* Darmdrüsenblatt.

Sehr klar ist die Gliederung der Coelom-Taschen und die Entstehung der Ursegmente aus ihrer Dorsal-Hälfte auch bei den Amphibien, insbesondere bei den Wasser-Salamandern (*Triton*), zu beobachten (vergl. oben Fig. 88, *A*, *B*, *C*; S. 237). Die Höhle der ursprünglich einfachen Coelom-Säcke (Fig. 88 *A* und rechte Hälfte von *B*) bleibt hier sowohl im dorsalen als im ventralen Segmente sichtbar, auch nachdem beide durch die Lateral-Falte getrennt sind (Fig. 88 *C* und linke Hälfte von *B*). Ein horizontaler Längsschnitt oder Frontal-Schnitt durch einen solchen Salamander-Keim (Fig. 156) zeigt sehr klar die paarige Reihe dieser bläschenförmigen dorsalen Ursegmente, die sich von den ventralen Seitenplatten abgeschnürt haben und beiderseits der Chorda liegen.

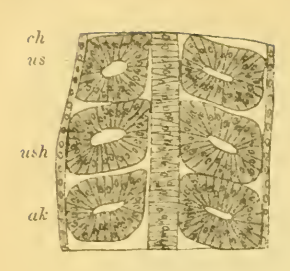


Fig. 156. **Frontal-Schnitt (oder horizontaler Längsschnitt) durch einen Triton-Keim, mit drei paar Ursegmenten.** *ch* Chorda. *us* Ursegmente. *ush* ihre Höhle. *ak* Hornplatte.

Die Metamerie der Amnioten, der drei höheren Wirbelthier-Klassen, stimmt zwar in allen wesentlichen Vorgängen mit derjenigen der eben betrachteten niederen Vertebraten überein; sie zeigt aber im Einzelnen mehrfache Abweichungen, in Folge von cenogenetischen Störungen, welche in erster Linie (— gleich der abweichenden Bildung der Coelom-Taschen —) durch die Massen-Entwickelung des mächtigen Nahrungsdotters bedingt sind. Da durch den Druck des letzteren die beiden Mittelblätter von Anfang an aufeinander gepresst erscheinen, und da die solide Anlage des Mesoderms den ursprünglichen Charakter des hohlen Taschen-Paares anscheinend verleugnet, so treten auch die beiden Mesoderm-Abschnitte, welche jederseits durch die laterale Einfaltung getrennt werden — die dorsale „Ursegment-Platte" und die ventrale „Seitenplatte" — anfänglich als solide Zellplatten auf (Fig. 91—94, S. 240) Wenn dann in dem sohlenförmigen Keimschilde die Gliederung der Somiten-Leisten beginnt und ein Paar Urwirbel hinter dem anderen sich entwickelt, nach hinten an Zahl stetig wachsend, so erscheinen auch diese würfelförmigen Somiten (oder die früher sogenannten „Urwirbel") als solide Würfel, aus Mesoderm-Zellen zusammengesetzt (Fig. 131, S. 305). Trotzdem tritt auch in diesen soliden „Urwirbeln" vorübergehend eine centrale Höhle auf, die „Urwirbelhöhle" (Fig. 157 *uwh*). Dieser bläschenförmige Zustand der Urwirbel ist phylogenetisch von hohem Interesse; wir

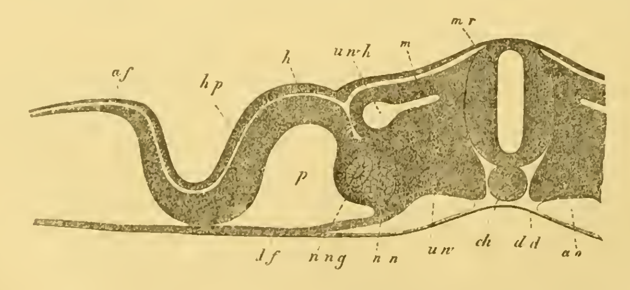


Fig. 157. **Querschnitt durch einen Hühnerkeim vom zweiten Brütetage,** nach KÖLLIKER. *mr* Medullar-Rohr. *ch* Chorda. *uw* Urwirbel, *ung* Urnierengänge, *ao* Uraorta, *uwh* Urwirbelhöhle, *un* Urnieren, *h* Hornplatte, *af* Amnion-Falte, *hp* Hautfaserblatt, *df* Darmfaserblatt, *p* Coelom, *dd* Darmdrüsenblatt.

dürfen ihn nach der Coelom-Theorie als eine, durch Vererbung bedingte Wiederholung der bläschenförmigen Dorsal-Somiten von Amphioxus (Fig. 147—153) und den niederen Vertebraten (Fig. 154 bis 156) auffassen. Eine physiologische Bedeutung besitzt diese rudimentäre „Urwirbelhöhle" für den Amniotenkeim nicht; sie verschwindet frühzeitig, indem sie durch Zellen der Muskelplatte ausgefüllt wird.

Eine weitere Abweichung der Ursegmentbildung zeigen die Amnioten darin, dass die Entwickelung der Muskelplatten von der inneren (medialen) Wand ihrer Somiten hinübergreift auf die äussere (laterale) Wand; daher betheiligt sich hier auch diejenige Zellenschicht des „Hautfaserblattes", welche unmittelbar unter der Cutisplatte (der späteren Lederhaut, Fig. 155 *cp*) liegt, lebhaft an dem weiteren Wachsthum der Muskelplatte. Letztere wächst von hier aus nach allen Seiten, insbesondere auch nach unten in die lateralen Seitenplatten der Bauchwand (die „Bauchplatten") hinein.



Fig. 158. **Querschnitt durch den Embryo** eines Hühnchens vom vierten Brütetage, etwa 100mal vergrössert. Die Urwirbel haben sich in die äussere Muskelplatte (*mp*) und die innere Skeletplatte gespalten. Letztere beginnt unten als Wirbelkörper (*wh*) die Chorda (*ch*), oben als Wirbelbogen (*wb*) das Markrohr (*m*) zu umfassen, dessen Höhle (*mh*) schon sehr eng ist. Bei *wq* setzt sich die Muskelplatte in die Bauchwand (*hp*) fort. *hpr* Lederplatte der Rückenwand. *h* Hornplatte. *a* Amnion. *ung* Urnierengang. *un* Urnierencanälchen. *ao* Urarterie (Aorta). *vc* Cardinal-Vene. *df* Darmfaserblatt. *dd* Darmdrüsenblatt. *dr* Darmrinne.

Der innerste mediale Theil der Ursegment-Platten, welcher unmittelbar der Chorda (Fig. 158 *ch*) und dem Medullar-Rohr (*m*) anliegt, bildet bei allen höheren Vertebraten die Wirbelsäule (die den niedersten noch fehlt), und kann daher als Skelet-Platte bezeichnet werden; in jedem einzelnen Urwirbel nennt man sie „Sklerotom" (im Gegensatz zur aussen anliegenden Muskelplatte, dem „Myotom"). Phylogenetisch betrachtet, sind die Myotome viel älter als die Sklerotome. Der untere oder ventrale Theil jedes Sklerotoms (die innere untere Kante des würfelförmigen Urwirbels) spaltet sich in zwei Lamellen, welche die Chorda umwachsen und so die Grundlage der Wirbelkörper bilden (*wk*). Die obere Lamelle dringt zwischen Chorda und Markrohr, die untere zwischen Chorda und Darmrohr ein (Fig. 132, S. 306). Indem nun von rechts und links her die entgegenkommenden Lamellen von zwei gegenüber liegenden Urwirbelstücken sich vereinigen, entsteht eine ringförmige Scheide um dieses Chorda-Stück. Daraus wird später ein Wirbelkörper, d. h. die massive untere oder Bauchhälfte des Knochenringes, welcher als „Wirbel" im eigentlichen Sinne das Markrohr umgiebt (Fig. 159—161). Die obere oder Rückenhälfte dieses Knochenringes, der Wirbelbogen (Fig. 158 *wb*) entsteht in ganz ähnlicher Weise aus dem oberen Theile der Skelet-Platte, d. h. also aus der inneren oberen Kante des würfelförmigen Urwirbels. Indem von rechts und links her die medialen oberen Kanten zweier gegenüberstehender Urwirbel über dem Markrohr zusammenwachsen, erfolgt der Verschluss des Wirbelbogens.

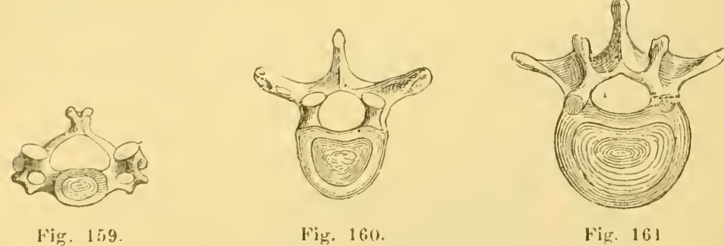


Fig. 159. Fig. 160. Fig. 161

Fig. 159. **Der dritte Halswirbel** des Menschen.
Fig. 160. **Der sechste Brustwirbel** des Menschen.
Fig. 161. **Der zweite Lendenwirbel** des Menschen.

Der ganze secundäre Wirbel, der solchergestalt aus der Verwachsung der Skeletplatten von einem Paar Urwirbelstücken entsteht und in seinem Körper ein Chorda-Stück umschliesst, besteht anfangs aus einer ziemlich weichen Zellenmasse; diese geht später

über in ein festeres, zweites, knorpeliges Stadium, und endlich in ein drittes, bleibendes, knöchernes Stadium. Diese drei verschiedenen Stadien sind überhaupt am grössten Theile des Skelets der höheren Wirbelthiere zu unterscheiden: zuerst sind die meisten Skelettheile ganz zart, weich und häutig; dann werden sie später im Laufe der Entwickelung knorpelig und endlich verknöchern sie.

Vorn am Kopftheile des Embryo tritt bei den Amnioten die Spaltung des mittleren Keimblattes in Urwirbel und Seitenplatten überhaupt nicht ein, sondern die dorsalen und ventralen Somiten treten hier von Anfang an verschmolzen auf und bilden die sogenannten „Kopfplatten" (Fig. 143 *k*, S. 316). Aus diesen entsteht der Schädel, die knöcherne Umhüllung des Gehirns, sowie die Muskeln und die Lederhaut des Kopfes. Der Schädel entwickelt sich nach Art der häutigen Wirbelsäule. Es wölben sich nämlich die rechte und die linke Kopfplatte über der Hirnblase zusammen, umschliessen unten das vorderste Ende der Chorda, und bilden so schliesslich rings um das Hirn eine einfache, weiche, häutige Kapsel. Diese verwandelt sich später in einen knorpeligen Urschädel oder Primordialschädel, wie er bei vielen Fischen zeitlebens sich erhält. Erst viel später entsteht abermals aus diesem knorpeligen Urschädel der bleibende knöcherne Schädel mit seinen verschiedenen Theilen. Der Knochenschädel des Menschen und aller anderen Amnioten ist viel höher differenzirt und eigenthümlicher umgebildet, als derjenige der niederen Wirbelthiere, der Amphibien und Fische. Da der erstere aber phylogenetisch aus dem letzteren entstanden ist, so müssen wir auch für jenen, ebenso wie für diesen, die ursprüngliche Entstehung aus den Sklerotomen von zahlreichen (mindestens neun) Kopf-Somiten annehmen.

Während die typische Gliederung des Wirbelthier-Körpers im Episoma oder Rückenleibe überall auf den ersten Blick hervortritt und durch die Metamerie der Muskelplatten und Wirbel (— Myotome und Sklerotome —) handgreiflich ausgesprochen ist, erscheint sie dagegen im Hyposoma oder Bauchleibe mehr verdeckt und theilweise versteckt. Trotzdem sind diese ventralen Hyposomiten der vegetalen Körperhälfte nicht weniger wichtig und bedeutungsvoll, als jene dorsalen Episomiten der animalen Körperhälfte. Die Segmentirung betrifft hier in der Bauchhöhle folgende wichtige Organ-Systeme: 1. die Gonaden oder Geschlechtsdrüsen (Gonotome), 2. die Nephridien oder Nieren (Nephrotome), 3. den Kopfdarm mit seinen Kiemenspalten (Branchiotome).

Die Metamerie des Hyposoms oder die Gliederung der ventralen Körperhälfte ist namentlich desshalb weniger auffallend, weil hier bei allen Schädelthieren die Gonocoele — d. h. die Höhlen der ventralen Ursegmente, in deren Wand sich die Geschlechts-Producte entwickeln — schon seit uralten Zeiten verschmolzen sind, und durch Auflösung ihrer Scheidewände eine einzige grosse Leibeshöhle gebildet haben. Dieser cenogenetische Vorgang ist so alt, dass das Metacoel in den Seitenplatten der Cranioten überall von Anfang an als ein einfacher ungegliederter Spaltraum auftritt, und dass auch die Anlage der Gonaden (— die Geschlechtsleiste —) fast immer ebenso unsegmentirt erscheint. Um so interessanter ist es, dass nach der wichtigen Entdeckung von Rückert diese sexuale Anlage bei den Selachiern noch heute zuerst segmental auftritt, und die einzelnen Gonotome erst secundär zu einer einfachen Geschlechtsdrüse jederseits verschmelzen.

Amphioxus, als einziger überlebender Repräsentant der Acranier, giebt uns auch hier wieder die wichtigsten Aufschlüsse; denn bei ihm bleiben die Geschlechtsdrüsen — und somit auch die ventralen Leibeshöhlen! — zeitlebens segmentirt. Das geschlechtsreife Lanzetthierchen trägt rechts und links vom Darm eine Reihe von metameren Säckchen, die beim Weibchen mit Eiern, beim Männchen mit Sperma gefüllt sind. Diese segmentalen Gonaden sind ursprünglich nichts Anderes, als wahre Gonotome, getrennte Leibeshöhlen, die aus den Hyposomiten des Rumpfes entstanden sind. Dass man dieselben bisher meistens verkannt und dem Amphioxus irrthümlich eine einfache Leibeshöhle zugeschrieben hat, liegt daran, dass man die letztere mit der grossen Mantelhöhle (oder dem Peribranchial-Raum) verwechselt hat.

Die Gonaden sind insofern die wichtigsten von den segmentalen Organen des Hyposoms, als sie die phylogenetisch ältesten sind. Denn Geschlechtsdrüsen (als taschenförmige Aussackungen des Gastrocanal-Systems) finden sich schon bei den meisten Coelenterien; auch bei den Cnidarien, denen die Nephridien noch fehlen. Letztere treten zuerst (als ein paar einfache „Urnieren-Canäle“ oder Excretions-Röhren) bei den Platoden (Turbellarien) auf und haben sich wahrscheinlich von diesen einerseits auf die Articulaten (Anneliden), anderseits auf die ungegliederten Prochordonien vererbt, und von diesen auf die gegliederten Vertebraten. Die älteste Form des Nieren-Systems in diesem Stamme bilden die segmentalen Pronephridien oder die „metameren Vornieren-Canälchen“, in ähnlicher Anordnung, wie sie kürzlich Boveri beim

Amphioxus entdeckt hat. Das sind kleine Canälchen, welche in der Frontal-Ebene des Körpers, beiderseits der Chorda, zwischen Episom und Hyposom liegen (Fig. 162 *n*); ihre innere trichterförmige Mündung geht in die einzelnen Leibeshöhlen, ihre äussere auf die Seitenfurche der Oberhaut nach aussen. Ursprünglich haben sie wohl eine doppelte Function gehabt, die Abführung des Harns aus dem Myocoel der Episomiten, und die Ausführung der Geschlechtszellen aus dem Gonocoel der Hyposomiten.

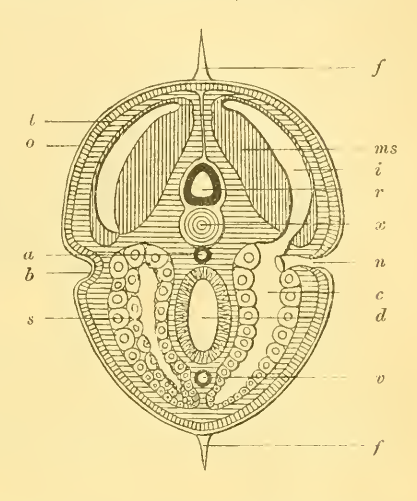


Fig. 162. **Querschnitt durch den Rumpf eines Urwirbelthieres** (*Prospondylus*). *a* Aorta, *b* Seitenfurche (Urnierengang), *d* Dünndarm, *f* Flossensaum der Haut, *i* Muskelhöhle (dorsale Coelomtasche), *ms* Muskeln, *n* Nieren-Canälchen, *o* Oberhaut, *r* Rückenmark, *s* Geschlechtsdrüsen (Gonaden), *t* Lederhaut (Corium), *v* Darmvene (Hauptvene), *x* Chorda.

Die interessanten Untersuchungen, welche neuerdings Rückert und Van Wijhe über die Mesoderm-Segmente des Rumpfes und das Excretions-System der Selachier angestellt haben, lehren uns, dass diese „Urfische" auch hierin sich eng an den Amphioxus anschliessen. Der Querschnitt des Haifisch-Embryo in Fig. 154 (S. 337) zeigt uns die dorsale und ventrale Hälfte der Coelom-Tasche noch in offener Verbindung. In der Mitte des Querschnittes, in der Frontal-Axe, geht das enge Myocoel (oder die spaltförmige „Muskelhöhle" des Rücken-Segmentes) durch einen engen Verbindungs-Canal (*vb*) unmittelbar über in das weite Gonocoel (*lh*) oder die Leibeshöhle des Bauchsegmentes, aus deren Epithel sich die Geschlechtszellen entwickeln. Jener enge Verbindungs-Canal (*vb*) wird zum Pronephridium oder „Vornieren-Canälchen", welches die Abscheidungs-Producte beider Leibeshöhlen (den Harn der dorsalen Muskelhöhle und die Geschlechtszellen der ventralen Geschlechtshöhle) nach aussen führt. Später (Fig. 155, S. 337) trennen sich beide Höhlen durch eine Scheidewand. Dann geht die innere Mündung des Nephrocanales nur noch in die untere, ventrale Höhle. Die äussere Mündung fand auf der äusseren Hautfläche statt, und zwar wahrscheinlich in jener Lateral-Furche der Oberhaut, aus welcher sich bei den Cranioten durch Abschnürung der „Urnierengang"

entwickelt (Fig. 157 *ung*). Beim Amphioxus münden sie noch heute, wie kürzlich BOVERI entdeckt hat, in den entsprechenden Theil der secundär entstandenen „Mantelhöhle“.

Auch bei allen höheren Wirbelthieren entwickeln sich die Nieren, obwohl später ganz anders gebildet, aus den gleichen Anlagen, welche aus jenen segmentalen Pronephridien der Acranier secundär hervorgegangen sind. Die Theile des Mesoderms, in welchen ihre ersten Anlagen auftreten, werden gewöhnlich als „Mittelplatten“ oder Gekrösplatten, und ihre segmentalen Abschnitte als Mesomeren bezeichnet. Da in dem Coelom-Epithel dieser Mittelplatten, und zwar nach innen (medialwärts) von den inneren Trichter-Mündungen der Nephrocanäle, die ersten Spuren der Gonaden auftreten, rechnen wir diesen Bezirk des Mesoderms besser zum Bauchleib oder Hyposoma.

Das wichtigste und älteste Organ des Vertebraten-Hyposoms, der Darmcanal, wird gewöhnlich als ein ungegliedertes, nicht der Segmentirung unterworfenes Organ beschrieben. Man kann aber auch umgekehrt behaupten, dass er das älteste von allen metameren Organen der Wirbelthiere ist; denn die Doppelreihe der Coelom-Taschen wächst ja selbst aus der Rückenwand des Urdarms, beiderseits der Chorda, hervor. In dem rasch vorüber gehenden Zeitraum, in welchem beim Amphioxus-Keime jene segmentalen Coelom-Säckchen noch mit dem Urdarm in offener Verbindung stehen, erscheinen sie geradezu wie eine paarige Kette von metameren Darmdrüsen. Aber hiervon abgesehen, zeigt sich bei allen Wirbelthieren ursprünglich eine bedeutungsvolle Gliederung des Kopfdarms, welche dem Rumpfdarm fehlt, die Segmentirung des Kiemendarms, oder die sogenannte „Branchiomerie“.

Die Kiemenspalten, welche ursprünglich bei den älteren Acraniern die Wand des Kopfdarms durchbrechen, und die Kiemenbogen, durch welche sie getrennt werden, waren vermuthlich ebenso „segmental“ und auf die einzelnen Metameren der Kette vertheilt, wie die Gonaden im Rumpfdarm, und wie die Nephridien (Fig. 163 *ks*). Auch beim Amphioxus werden dieselben noch heute segmental angelegt. Vielleicht bestand bei den älteren (jetzt längst ausgestorbenen) Acraniern eine Arbeitstheilung der Hyposomiten in der Weise, dass diejenigen des Kopfdarms die Athmung, diejenigen des Rumpfdarms die Zeugung übernahmen. Jene entwickelten sich zu Kiementaschen, diese zu Geschlechtstaschen. Pronephridien können in beiden vorhanden gewesen sein. Bei den Wirbelthieren der Gegenwart ist die Branchiomerie so ab-

geändert, und bei den Amnioten so reducirt, dass von vielen Forschern sogar ihre Metamerie geläugnet wird. Bei den Amnioten ist überdies ihre respiratorische Function ganz verloren gegangen. Trotzdem haben sich in ihrem Keime allgemein gewisse Theile derselben durch zähe Vererbung erhalten.

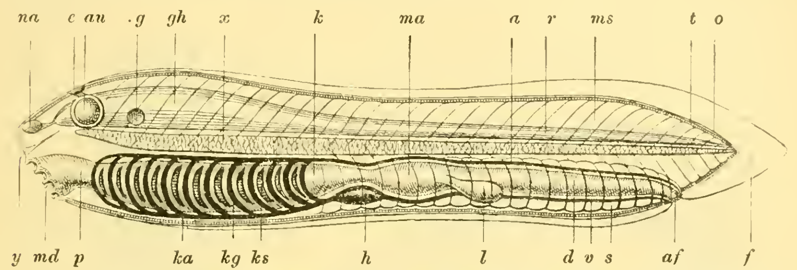


Fig. 163. **Optischer Längsschnitt durch das Urwirbelthier** (*Prospondylus*). *a* Aorta, *af* After, *au* Auge, *d* Dünndarm, *e* Parietal-Auge (Epiphysis), *f* Flossensaum der Haut, *g* Gehörbläschen, *gh* Gehirn, *h* Herz, *k* Kiemendarm, *ka* Kiemen-Arterie, *kg* Kiemen-Gefässbogen, *ks* Kiemenspalten. *l* Leber, *ma* Magen, *md* Mund, *ms* Muskeln, *na* Nase (Geruchsgrube), *o* Oberhaut, *p* Schlund, *r* Rückenmark, *s* Geschlechtsdrüsen (Gonaden), *t* Lederhaut (Corium), *v* Darmvene (Hauptvene), *x* Chorda, *y* Hypophysis (Hirnanhang).

Sehr frühzeitig schon zeigen sich beim Embryo des Menschen, wie aller übrigen Amnionthiere, zu beiden Seiten des Kopfes jene merkwürdigen und wichtigen Gebilde, die wir mit dem Namen Kiemenbogen und Kiemenspalten belegen (Taf. I, VI—IX; Fig. 164—166 *f*). Sie gehören zu den charakteristischen und niemals fehlenden Organen des Amnioten-Keimes und treten überall an derselben Stelle und in der gleichen Anordnung und Structur auf. Es bilden sich nämlich rechts und links in der Seitenwand der Kopfdarmhöhle, und zwar in deren vorderstem Theile, erst ein Paar, dann mehrere Paare sackförmiger Ausbuchtungen, welche die ganze Dicke der seitlichen Kopfwand durchbrechen. Dadurch verwandeln sie sich in Spalten, durch welche man von aussen frei in die Schlundhöhle eindringen kann. Zwischen diesen Kiemenspalten oder Schlundspalten verdickt sich die Schlundwand und verwandelt sich in eine bogenförmige oder sichelförmige Leiste: Kiemenbogen oder Schlundbogen. In dieser sondern sich die Muskeln und Skelettheile des Kiemendarms; an ihrer Innenseite steigt später ein Gefässbogen empor (Fig. 163 *ka*). Die Zahl der Kiemenbogen und der mit ihnen abwechselnden Kiemenspalten beträgt bei den höheren Wirbelthieren jederseits 4 bis 5 (Fig. 166 *d*, *f*, *f'*, *f''*). Bei einigen Fischen (Selachiern) und bei den Cyclostomen sind deren noch heute 6 oder 7 zu finden. Die älteren

Wirbelthiere haben deren noch mehr besessen. Ursprünglich hatten diese merkwürdigen Gebilde die Function von Athmungs-Organen: Kiemen. Bei den Fischen tritt noch heute allgemein das zur Athmung dienende Wasser, welches durch den Mund aufgenommen wird, durch die Kiemenspalten an den Seiten des Schlundes nach

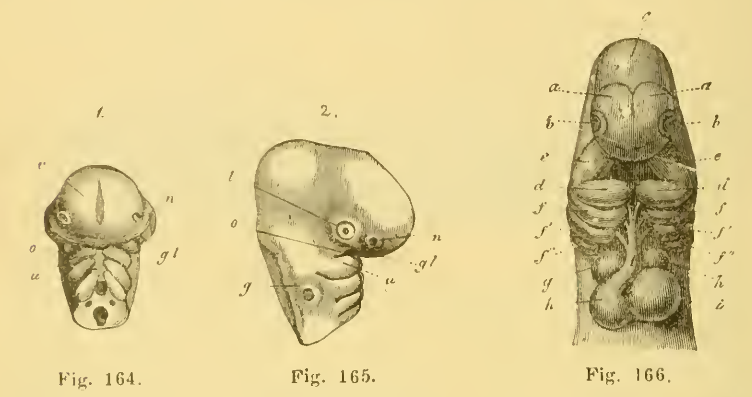


Fig. 164. Fig. 165. Fig. 166.

Fig. 164, 165. **Kopf eines Hühner-Embryo**, vom dritten Brüte-Tage; 164 von vorn; 165 von der rechten Seite. *n* Nasenanlage (Geruchsgrübchen). *l* Augen-Anlage (Gesichtsgrübchen, Linsenhöhle). *g* Ohr-Anlage (Gehörgrübchen). *v* Vorderhirn. *gl* Augenspalte. Von den drei Paar Kiemenbogen ist der erste in einen Oberkiefer-Fortsatz (*o*) und einen Unterkiefer-Fortsatz (*u*) gesondert. Nach Kölliker.

Fig. 166. **Kopf eines Hunde-Embryo**, von vorn. *a* Die beiden Seitenhälften der vorderen Hirnblase. *b* Augen-Anlagen. *c* Mittlere Hirnblase. *de* Das erste Kiemenbogen-Paar (*e* Oberkiefer-Fortsatz, *d* Unterkiefer-Fortsatz). *f*, *f'*, *f''* Das zweite, dritte und vierte Kiemenbogen-Paar. *g h i k* Herz (*g* rechte, *h* linke Vorkammer; *i* linke, *k* rechte Kammer). *l* Ursprung der Aorta mit drei Paar Aortenbogen, die an die Kiemenbogen gehen. Nach Bischoff.

aussen. Bei den höheren Wirbelthieren verwachsen sie später. Die Kiemenbogen verwandeln sich theilweise in die Kiefer, theilweise in das Zungenbein und die Gehörknöchelchen. Aus der ersten Kiemenspalte wird die Paukenhöhle des Gehör-Organs. (Vergl. Taf. I und VI—IX, erste und zweite Reihe).

Die primäre Gliederung des Wirbelthier-Körpers, welche von den Ursegmenten des Mesoderms ausgeht, betrifft demnach die meisten und wichtigsten Organ-Systeme desselben; im Episom in erster Linie Muskeln und Skelet, im Hyposom Nieren und Gonaden, ausserdem den Kiemendarm. Dazu kommt nun noch eine secundäre Gliederung anderer Organ-Systeme, welche von der ersteren abhängig und durch sie bedingt ist. So bemerken wir in späteren Stadien die Entwickelung einer segmentalen Anordnung der peripheren Nerven und Blutgefässe; erstere geht aus vom Episom, letztere vom Hyposom. Nur wenige Theile des Vertebraten-Orga-

nismus unterliegen gar keiner Metamerie; so die äussere Hautdecke des Körpers, das Tegment. Die Oberhaut (*Epidermis*) bleibt von Anfang an ungegliedert und geht aus der einheitlich angelegten Hornplatte hervor. Aber auch die darunter liegende Lederhaut (Cutis) ist nicht metamer, obwohl sie aus den segmentalen Anlagen der Cutisplatte (der lateralen Lamelle der Episomiten, Fig. 154, 155 *cp*) hervorgeht. Auch in diesen wichtigen Beziehungen stehen die Wirbelthiere in auffallendem und durchgreifendem Gegensatze zu den Gliederthieren.

Ausserdem besitzen nun die meisten Vertebraten noch eine Anzahl von ungegliederten oder monomeren Organen, die locale Producte, durch Anpassung einzelner Körperstellen an bestimmte Special-Functionen entstanden sind. Solche sind im Episom die höheren Sinnes-Organe, und im Hyposom die Gliedmaassen, das Herz und die Milz, sowie die einzelnen grossen Darmdrüsen: Lunge, Leber, Pancreas u. s. w. Das Herz ist ursprünglich weiter nichts, als eine locale spindelförmige Erweiterung des grossen unpaaren Bauchgefässes oder der Principal-Vene, und zwar an der Stelle, wo die „Subintestinal-Vene" übergeht in die „Branchial-Arterie", an der Grenze von Kopf und Rumpf (Fig. 166). Die drei höheren Sinnes-Organe, Nase, Auge und Ohr, werden ursprünglich bei allen Cranioten in gleicher Form angelegt, als drei Paar Hautgrübchen an der Seite des Kopfes.

Das Geruchsorgan oder die Nase erscheint in Form von ein Paar kleinen Grübchen oberhalb der Mundöffnung, ganz vorn am Kopf (Fig. 165 *n*). Das Gesichtsorgan oder das Auge tritt dahinter an der Seite des Kopfes auf, ebenfalls in Gestalt eines Grübchens (Fig. 165 *l*, 166 *b*), welchem eine ansehnliche blasenförmige Ausstülpung der vordersten Hirnblase jederseits entgegenwächst. Weiter hinten erscheint ein drittes Grübchen an jeder Seite des Kopfes, die erste Anlage des Gehörorganes (Fig. 165 *g*). Von der späteren, höchst bewunderungswürdigen Zusammensetzung dieser Organe ist jetzt noch keine Spur zu bemerken, ebensowenig von der charakteristischen Bildung des Gesichtes.

Wenn der Embryo des Menschen diese Stufe der Entwickelung erreicht hat, ist er von dem Keime aller höheren Wirbelthiere noch kaum zu unterscheiden (vergl. Taf. I und VI—IX). Alle wesentlichen Theile des Körpers sind jetzt angelegt: der Kopf mit dem Urschädel, den Anlagen der drei höheren Sinnes-Organe und den fünf Hirnblasen, sowie mit den Kiemenbogen und Kiemenspalten; der Rumpf mit dem Rückenmark, der Anlage der Wirbelsäule, der

Kette von Metameren, das Herz und die Hauptblutgefäss-Stämme, und endlich die Urnieren. Der Mensch ist in diesem Keim-Zustande bereits ein höheres Wirbelthier, und doch zeigt er noch keine wesentlichen morphologischen Unterschiede von dem Embryo der

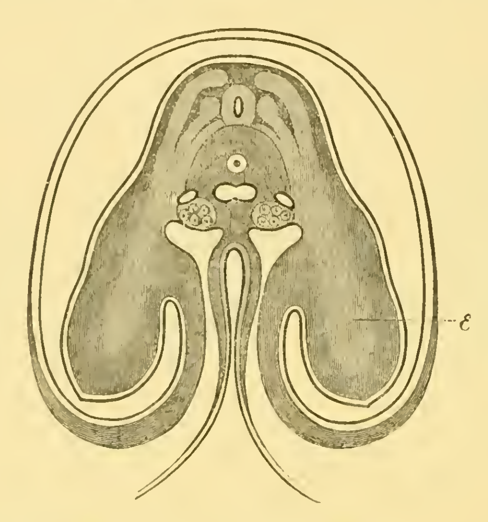


Fig. 167. **Querschnitt durch die Schultergegend** und die Vorderbeine (Flügel-Anlage) eines Hühner-Embryo vom vierten Brüte-Tage, etwa 20mal vergrössert. Neben dem Markrohr sind jederseits drei hellere Stränge in der dunkeln Rückenwand sichtbar, welche sich ein Stück weit in die Anlage des Vorderbeines oder Flügels (ε) fortsetzen. Der oberste derselben ist die Muskelplatte, der mittlere ist die hintere, und der unterste ist die vordere Wurzel eines Rückenmarks-Nerven. Unter der Chorda ist in der Mitte die unpaare Aorta, jederseits derselben eine Cardinal-Vene sichtbar, und unter dieser die Urnieren. Der Darm ist fast geschlossen. Die Bauchwand setzt sich in das Amnion fort, das den Embryo als geschlossene Hülle umgiebt. Nach Remak.

Säugethiere, der Vögel, der Reptilien u. s. w. (Taf. VI—IX, oberste Querreihe). Das ist eine ontogenetische Thatsache von der grössten Bedeutung! Aus ihr folgen die wichtigsten phylogenetischen Schlüsse.

Nun fehlt aber noch vollständig jede Spur der Gliedmaassen. Obgleich Kopf und Rumpf bereits getrennt, obgleich alle wichtigen inneren Organe angelegt sind, ist doch von Gliedmaassen oder „Extremitäten“ in diesem Stadium der Entwickelung noch keine Andeutung vorhanden. Diese entstehen erst später. Auch das ist eine Thatsache von allerhöchstem Interesse. Denn sie beweist uns, dass die älteren Wirbelthiere fusslos waren, wie es die niedrigsten lebenden Wirbelthiere (Amphioxus und die Cyclostomen) noch heute sind. Die Nachkommen dieser uralten fusslosen Wirbelthiere haben

erst viel später, im weiteren Laufe ihrer Entwickelung, Extremitäten erhalten, und zwar vier Beine: ein Paar Vorderbeine und ein Paar Hinterbeine. Diese sind überall ursprünglich ganz gleich angelegt, obgleich sie später höchst verschiedenartig sich ausbilden: bei den Fischen zu den Flossen (Brustflossen und Bauchflossen), bei den Vögeln zu den Flügeln und Beinen, bei den kriechenden Thieren zu Vorderbeinen und Hinterbeinen, bei den Affen und Menschen zu

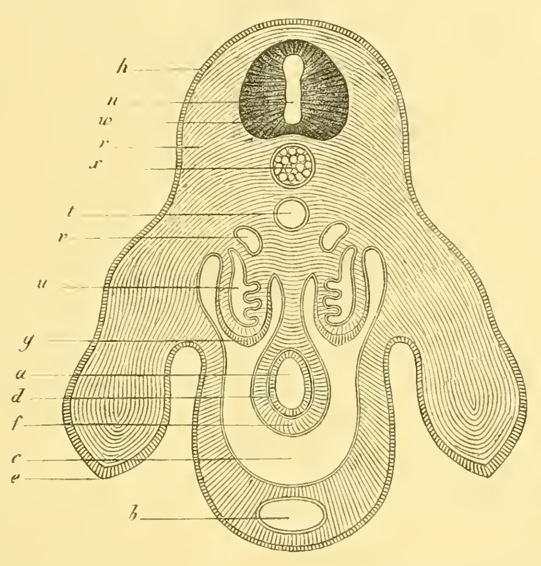


Fig. 168. **Querschnitt durch die Beckengegend** und die Hinterbeine eines Hühner-Embryo vom vierten Brütetage, etwa 40mal vergrössert. *h* Hornplatte. *w* Markrohr. *n* Canal des Markrohrs. *u* Urnieren. *x* Chorda. *e* Hinterbeine. b Allantois-Canal in der Bauchwand. *t* Aorta. *v* Cardinal-Venen. *a* Darm. *d* Darmdrüsenblatt. *f* Darmfaserblatt. *g* Keim-Epithel. *r* Rückenmuskeln. *c* Leibeshöhle oder Coelom. Nach WALDEYER.

Armen und Beinen. Alle diese Theile entstehen aus derselben ganz einfachen ursprünglichen Anlage, welche aus der Rumpfwand secundär hervorwächst (Fig. 167, 168). Sie erscheinen überall in Gestalt von zwei Paar kleinen Knospen, die anfangs ganz einfache, rundliche Höcker oder Platten darstellen. Erst allmählich gestaltet sich sich jede dieser Platten zu einem grösseren Vorsprunge, an welchem ein innerer, schmälerer Theil von einem äusseren, breiteren Theile sich sondert. Letzterer ist die Anlage des Fusses oder der Hand, ersterer die Anlage des Armes oder des Beines. Wie gleichartig die ursprüngliche Anlage der Gliedmaassen bei den verschiedensten Wirbelthieren ist, zeigt Ihnen Taf. VI—IX, S. 352.

Die sorgfältige Untersuchung und denkende Vergleichung der Embryonen des Menschen und anderer Wirbelthiere in diesem Stadium der Ausbildung ist höchst lehrreich und offenbart dem denkenden Menschen tiefere Geheimnisse und schwerwiegendere Wahrheiten, als in den sogenannten „Offenbarungen" sämmtlicher Kirchenreligionen des Erdballes zusammengenommen zu finden sind. Vergleichen Sie z. B. aufmerksam und nachdenkend die drei aufeinander folgenden Entwickelungsstadien, welche auf den vier nachstehenden Tafeln VI—IX von vierzehn verschiedenen Amnioten dargestellt sind: 1. Eidechse (*E*), 2. Schlange (*A*), 3. Crocodil (*K*), 4. Schildkröte (*T*), 5. Huhn (*G*), 6. Strauss (*Z*), 7. Beutelratte (*B*), 8. Schwein (*S*), 9. Reh (*C*), 10. Rind (*R*), 11. Hund (*H*), 12. Fledermaus (*F*), 13. Kaninchen (*L*) und 14. Mensch (*M*).

In dem ersten Stadium der Entwickelung (in der ersten Querreihe oben, I), in welchem zwar der Kopf mit den fünf Hirnblasen und Kiemenbogen schon deutlich angelegt ist, die Gliedmaassen aber noch gänzlich fehlen, sind die Embryonen aller Wirbelthiere vom Fische bis zum Menschen hinauf theilweise nur ganz unwesentlich, theilweise noch gar nicht verschieden. Im zweiten Stadium (in der mittleren Querreihe, II), wo die Gliedmaassen angelegt sind, beginnen bereits Unterschiede zwischen den Embryonen der niederen und höheren Wirbelthiere aufzutreten; doch ist der Embryo des Menschen auch jetzt noch kaum von demjenigen der höheren Säugethiere zu unterscheiden. Im dritten Stadium endlich (in der unteren Querreihe, III), wo die Kiemenbogen bereits verschwunden und das Gesicht gebildet ist, treten die Differenzen viel deutlicher hervor und werden von nun an immer auffallender. Das sind Thatsachen, deren fundamentale Bedeutung nicht überschätzt werden kann! [100])

Wenn überhaupt ein innerer ursächlicher Zusammenhang zwischen den Vorgängen der Keimesgeschichte und der Stammesgeschichte besteht, wie wir nach den Vererbungs-Gesetzen annehmen müssen, so ergeben sich aus diesen ontogenetischen Thatsachen unmittelbar die wichtigsten phylogenetischen Schlüsse. Denn die durchgreifende wunderbare Uebereinstimmung in der individuellen Entwickelung des Menschen und der übrigen Wirbelthiere ist nur dadurch zu erklären, dass wir die Abstammung derselben von einer gemeinsamen Stammform festhalten. In der That wird diese gemeinsame Descendenz jetzt auch von allen urtheilsfähigen Naturforschern zugegeben, welche keine übernatürliche Schöpfung, sondern eine natürliche Entwickelung der Organismen annehmen.

Dreizehnte Tabelle.

Uebersicht über die fundamentalen Gegensätze in der Organisation der Vertebraten und Articulaten. (Vergl. S. 327—330.)

Vertebration der Wirbelthiere (Acranier und Cranioten.)	**Articulation der Gliederthiere.** (Anneliden, Crustaceen, Tracheaten).
1. **Epidermis ohne Cuticula,** nicht gegliedert, ohne Chitin-Decke.	1. **Epidermis mit Cuticular-Panzer** (aus Chitin gebildet, gegliedert).
2. **Skelet axial**, **mit Chorda** und mit Chorda-Scheide. (Inneres Axen-Skelet).	2. **Skelet tegmental**, **ohne Chorda** und ohne Chorda-Scheide. (Aeusseres Haut-Skelet).
3. **Muskulatur periskeletal** (aus der Wand hohler Coelom-Taschen gebildet, mit Myocoel).	3. **Muskulatur endoskeletal** (aus soliden Mesoderm-Streifen gebildet, ohne Myocoel).
4. **Nervencentrum dorsal,** ursprünglich ungegliedert (Rückenmark). (Einfaches Medullarrohr).	4. **Nervencentrum ventral**, ursprünglich gegliedert (Bauchmark). (Doppelte Bauchganglien-Kette).
5. **Herz ventral**, aus dem Bauchgefäss der Helminthen entstanden.	5. **Herz dorsal,** aus dem Rückengefäss der Helminthen entstanden.
6. **Darm mit Kiemenkammer** (Kopfdarm in einen Kiemenkorb verwandelt, mit Kiemenspalten und ventraler Hypobranchial-Rinne).	6. **Darm ohne Kiemenkammer** (Kopfdarm niemals mit Kiemenspalten; Hypobranchial-Rinne fehlt vollständig).
7. **Nephridien** ursprünglich segmental, mit Myocoel-Verbindung, und mit primärem Vornieren-Gang).	7. **Nephridien** ursprünglich segmental, ohne Myocoel-Verbindung, und ohne primären Vornieren-Gang.
8. **Gonaden** ursprünglich segmental, aus dem **visceralen Mesoblast** entstanden.	8. **Gonaden** ursprünglich segmental, aus dem **parietalen Mesoblast** entstanden.
9. **Leibeshöhlen** (rechte und linke) frühzeitig durch ein **Frontal-Septum** in ein dorsales Myocoel und ein ventrales Gonocoel getheilt (Episomiten und Hyposomiten).	9. **Leibeshöhlen** (rechte und linke) **ohne Frontal-Septum**; daher keine Trennung in dorsale Episomiten und ventrale Hyposomiten.

Erklärung von Tafel VI, VII, VIII, IX.

Vier vergleichende Tafeln von **Amnioten-Embryonen,** aus zwölf verschiedenen Ordnungen.

Die vier Tafeln VI—IX sollen die mehr oder minder bedeutende Uebereinstimmung versinnlichen, welche hinsichtlich der wichtigsten Formverhältnisse zwischen dem Embryo des Menschen und dem Embryo der höheren Wirbelthiere (Amnioten) in frühen Perioden der individuellen Entwickelung besteht. Diese Uebereinstimmung ist um so vollständiger, in je früheren Perioden der Entwickelung die Embryonen des Menschen mit denen der übrigen Wirbelthiere verglichen werden. Sie bleibt um so länger bestehen, je näher die betreffenden ausgebildeten Thiere stammverwandt sind, entsprechend dem „Gesetze des ontogenetischen Zusammenhanges systematisch verwandter Formen" (vergl. den folgenden Vortrag, S. 357).

Taf. VI und VII stellen die Embryonen von sechs verschiedenen Sauropsiden in drei verschiedenen Stadien dar, und zwar von vier Reptilien und von zwei Vögeln.

Taf. VIII und IX zeigen die Embryonen von acht verschiedenen Säugethieren aus den entsprechenden drei Stadien. Die Zustände der drei verschiedenen Entwickelungs-Stadien, welche die drei Querreihen (I., II., III.,) darstellen, sind möglichst entsprechend gewählt.

Die erste (oberste) Querreihe, I., stellt ein sehr frühes Stadium dar, mit Kiemenspalten, ohne Beine. Die zweite (mittlere) Querreihe, II., zeigt ein etwas späteres Stadium, mit der ersten Anlage der Beine, noch mit Kiemenspalten. Die dritte (unterste) Querreihe, III., führt ein noch späteres Stadium vor, mit weiter entwickelten Beinen, nach Verlust der Kiemenspalten. Die Hüllen und Anhänge des Embryo-Körpers (Amnion, Dottersack, Allantois) sind weggelassen. Sämmtliche 24 Figuren sind schwach vergrössert, die oberen stärker, die unteren schwächer. Zur besseren Vergleichung sind alle auf nahezu dieselbe Grösse in der Zeichnung reducirt. Alle Embryonen sind von der linken Seite gesehen; das Kopfende ist nach oben, das Schwanzende nach unten, der gewölbte Rücken nach rechts gekehrt. Die Buchstaben bedeuten in allen 24 Figuren dasselbe, und zwar: *v* Vorderhirn, *z* Zwischenhirn, *m* Mittelhirn, *h* Hinterhirn, *n* Nachhirn, *r* Rückenmark, *e* Nase, *a* Auge, *o* Ohr, *k* Kiemenbogen, *c* Herz, *w* Wirbelsäule, *f* Vorderbeine, *b* Hinterbeine, *s* Schwanz[100]).

1. **Eidechse** (*Lacerta*) *E.*
2. **Schlange** (*Coluber*) *A.*
3. **Krokodil** (*Alligator*) *K.*
4. **Schildkröte** (*Chelone*) *T.*
5. **Huhn** (*Gallus*) *G.*
6. **Strauss** (*Struthio*) *Z.*
7. **Beutelratte** (*Didelphys*) *B.*
8. **Schwein** (*Sus*) *S.*
9. **Reh** (*Capreolus*) *C.*
10. **Rind** (*Bos*) *R.*
11. **Hund** (*Canis*) *H.*
12. **Fledermaus** (*Rhinolophus*) *F.*
13. **Kaninchen** (*Lepus*) *L.*
14. **Mensch** (*Homo*) *M.*



Reptilien-Keime.



Haeckel del. Lith Anst v A. Giltsch, Jena

E. Eidechse Lacerta | A Schlange Coluber | K. Krokodil Alligator

Sauropsiden-Keime.



E. Haeckel del.

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

T. Schildkröte
Chelone.

G. Huhn
Gallus.

Z. Strauss
Struthio.





Säugethier-Keime



Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

B. Beutelthier
Didelphys.

S. Schwein
Sus.

C. Reh
Capreolus.

R. Rind
Bos.



E. Haeckel del.

H. Hund
Canis.

F. Fledermaus
Rhinolophus.

L. Kaninchen
Lepus.

M. Mensch
Homo.



Fünfzehnter Vortrag.

Keimhüllen und Keimkreislauf.

„Ist der Mensch etwas Besonderes? Entsteht er in einer ganz anderen Weise als ein Hund, Vogel, Frosch und Fisch? Giebt er damit denen Recht, welche behaupten, er habe keine Stelle in der Natur und keine wirkliche Verwandtschaft mit der niederen Welt thierischen Lebens? Oder entsteht er in einem ähnlichen Keim, und durchläuft er dieselben langsamen und allmählichen progressiven Modificationen? Die Antwort ist nicht einen Augenblick zweifelhaft, und ist für die letzten dreissig Jahre nicht zweifelhaft gewesen. Ohne Zweifel ist die Entstehungsweise und sind die früheren Entwickelungszustände des Menschen identisch mit denen der unmittelbar unter ihm in der Stufenleiter stehenden Thiere: ohne allen Zweifel steht er in diesen Beziehungen dem Affen viel näher, als die Affen den Hunden."

Thomas Huxley (1863).

Menschen-Keim und Säugethier-Keim. Jüngste menschliche Embryonen. Keimhüllen der Amnioten. Serolemma und Amnion. Chorion. Allantois und Placenta. Dottersack oder Nabelblase. Entstehung des Herzens und der ersten Blutgefässe. Blutkreislauf des Embryo.

Inhalt des fünfzehnten Vortrages.

Die Säugethier-Organisation des Menschen. Der Mensch besitzt denselben Körperbau wie alle anderen Säugethiere, und sein Keim entwickelt sich in derselben Weise wie derjenige der höheren Wirbelthiere. Das Gesetz des ontogenetischen Zusammenhanges systematisch verwandter Formen. Anwendung desselben auf den Menschen. Gestalt und Grösse des menschlichen Embryo in den ersten vier Wochen. Der Embryo des Menschen ist im ersten Monate seiner Entwickelung demjenigen anderer Säugethiere fast vollständig gleich gebildet. Im zweiten Monate beginnen erst allmählig einige merkliche Unterschiede aufzutreten. Die Anhänge und Hüllen des menschlichen Embryo. Dottersack oder Nabelblase. Allantois oder Harnsack. Placenta oder Mutterkuchen. Bauchstiel und eigenthümliche Placentation des Menschen und der Menschenaffen. Amnion und Serolemma (seröse Hülle). Exocoelom. Das Herz, die ersten Blutgefässe und das Blut bilden sich aus dem Darmfaserblatte. Gefässblatt und Mesenchym. Das Herz schnürt sich von der Wand des Vorderdarmes ab. Paarige Anlage des Herzens bei den Amnioten, cenogenetisch. Der erste Blutkreislauf des Embryo im Fruchthofe: Dotter-Arterien und Dotter-Venen. Der zweite embryonale Blutkreislauf in der Allantois: Nabel-Arterien und Nabel-Venen. Abschnitte der menschlichen Keimesgeschichte.

Litteratur.

Alexander Ecker, 1851—1859. *Icones physiologicae. Erläuterungstafeln zur Physiologie und Entwickelungsgeschichte, Taf.* 25—31.

Albert Kölliker, 1861. *Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. II. Aufl.* 1884. (*S.* 86—188.)

William Turner, 1877. *Some general Observations on the Placenta with especial reference to the Theory of Evolution. Journ. of Anat. and Physiol.*

Derselbe, 1878. *On the Placentation of the Apes with a comparison with that of the Human Female. Phil. Trans., Vol* 169.

Van Beneden *und* **Charles Julin**, 1884. *Recherches sur la formation des annexes foetales chez les Mammifères. Archiv de Biol., Tom. V.*

C. K. Hoffmann, 1884. *Grondtrekken der vergelijkende outwickelings-geschiedenis.* (*Mit vielen Litteratur-Angaben.*)

Oscar Hertwig, 1886. *Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen.* (*III. Aufl.* 1890.) *X.—XIII Capitel.*

Emil Selenka, 1883—1887. *Studien über die Entwickelungsgeschichte der Thiere.* (*I. Maus. II. Nagethiere. III., IV. Opossum.*)

A. Fleischmann, 1889. *Embryologische Untersuchungen über einheimische Raubthiere.*

Emil Selenka, 1890. *Zur Entwickelung der Affen.* (*Berlin. Akad. Sitzungsber.* 48.)

Derselbe, *Zur Entstehung der Placenta des Menschen* (*Biol Centralbl. X*, 24).

XV.

Meine Herren!

Unter den vielen interessanten Erscheinungen, welche in dem bisherigen Gange der menschlichen Keimesgeschichte uns aufgestossen sind, bleibt eine der wichtigsten Thatsachen, dass die Entwickelung des menschlichen Körpers von Anfang an genau in derselben Weise erfolgt, wie bei den übrigen Säugethieren. In der That finden sich alle die besonderen Eigenthümlichkeiten der individuellen Entwickelung, welche die Säugethiere vor den übrigen Thieren auszeichnen, ebenso auch beim Menschen wieder; schon die Eizelle, mit ihrer eigenthümlichen Hülle (*Zona pellucida*, Fig. 13), zeigt bei allen Säugethieren denselben typischen Bau. Man hat schon längst aus dem Körperbau des ausgebildeten Menschen den Schluss gezogen, dass derselbe im Systeme des Thierreiches seinen natürlichen Platz nur in der Klasse der Säugethiere finden könne. Bereits LINNÉ stellte ihn hier 1735 in seinem grundlegenden „Systema naturae“ mit den Affen in einer und derselben Ordnung (*Primates*) zusammen. Durch die vergleichende Keimesgeschichte wird diese Stellung lediglich bestätigt. Wir überzeugen uns, dass auch in der embryonalen Entwickelung, wie im anatomischen Bau, der Mensch sich durchaus ähnlich den höheren Säugethieren und am ähnlichsten den Affen verhält. Wenn wir nun unter Anwendung des biogenetischen Grundgesetzes das Verständniss dieser ontogenetischen Uebereinstimmung suchen, so ergiebt sich daraus ganz einfach und nothwendig die Abstammung des Menschen von anderen Säugethierformen. Der gemeinsame Ursprung des Menschen und der übrigen Säugethiere von einer einzigen uralten Stammform kann uns danach nicht mehr zweifelhaft sein; und ebensowenig die nächste Blutverwandtschaft des Menschen und der Affen.

Die wesentliche Uebereinstimmung in der gesammten Körperform und im inneren Bau ist beim Embryo des Menschen und der

übrigen Säugethiere selbst noch in demjenigen späten Stadium der Entwickelung vorhanden, in welchem bereits der Säugethier-Körper als solcher unverkennbar ist. (Vergl. S. 352, Taf. VI—IX, zweite Reihe.) Aber in einem etwas früheren Stadium, in welchem bereits die Gliedmaassen, die Kiemenbogen, die Sinnesorgane u. s. w. angelegt sind, können wir die Embryonen der Säugethiere noch nicht als solche erkennen und noch nicht von denjenigen der Vögel und Reptilien unterscheiden. (Taf. VI—IX, oberste Querreihe.) Wenn wir noch frühere Stadien der Entwickelung betrachten, so sind wir nicht einmal im Stande, irgend einen wesentlichen Unterschied im Körperbau zwischen den Embryonen dieser höheren Wirbelthiere und denjenigen der niederen, der Amphibien und Fische, aufzufinden. Gehen wir endlich bis zum Aufbau des Körpers aus den vier secundären Keimblättern zurück, so werden wir durch die Wahrnehmung überrascht, dass diese vier Keimblätter bei allen Wirbelthieren dieselben sind und überall in gleicher Weise am Aufbau der Grundorgane des Körpers sich betheiligen. Wenn wir dann nach der Herkunft dieser vier secundären Keimblätter fragen, so finden wir, dass sie überall in gleicher Weise aus den beiden primären Keimblättern sich entwickeln; diese letzteren aber haben bei sämmtlichen Metazoen (d. h. bei allen Thieren mit Ausnahme der einzelligen Urthiere) dieselbe Bedeutung. Endlich sehen wir, dass die Zellen, welche die beiden primären Keimblätter zusammensetzen, überall durch wiederholte Spaltung aus einer einzigen einfachen Zelle, aus der Stammzelle oder befruchteten Eizelle, ihren Ursprung nehmen.

Diese merkwürdige Uebereinstimmung in den wichtigsten Keimungs-Verhältnissen des Menschen und der Thiere kann nicht genug hervorgehoben werden. Wir werden sie später für unsere monophyletische Descendenz-Hypothese, d. h. für die Annahme der einheitlichen, gemeinsamen Abstammung des Menschen und aller Metazoen von der Gastraea verwerthen. Die ersten Anlagen der wichtigsten Körpertheile und vor allen des ältesten Haupt-Organes, des Darmcanales, sind ursprünglich überall identisch; sie erscheinen immer in derselben einfachsten Form. Alle die Eigenthümlichkeiten aber, durch welche sich die verschiedenen kleineren und grösseren Gruppen des Thierreiches von einander unterscheiden, treten im Laufe der Keimes-Entwickelung erst allmählich nach einander auf, und zwar um so später, je näher sich die betreffenden Thiere im System des Thierreiches stehen. Diese letztere Erscheinung lässt sich in einem bestimmten Gesetze formuliren, welches gewisser-

maassen als Zusatz oder Anhang zu unserem biogenetischen Grundgesetze betrachtet werden kann. Das ist das Gesetz des ontogenetischen Zusammenhanges systematisch verwandter Thierformen. Dasselbe lautet: Je näher sich zwei erwachsene, ausgebildete Thiere ihrer ganzen Körperbildung nach stehen, je enger dieselben daher im Systeme des Thierreiches verbunden sind, desto länger bleibt auch ihre embryonale Form identisch, desto längere Zeit hindurch sind die Embryonen, die Jugendformen derselben überhaupt gar nicht oder nur durch untergeordnete Merkmale zu unterscheiden. Dieses Gesetz gilt für alle Thiere, deren Keimesgeschichte in der Hauptsache ein erblicher Auszug der Stammesgeschichte ist, bei denen die ursprüngliche Form der Entwickelung durch Palingenesis getreu vererbt wird. Wo hingegen diese letztere durch Cenogenesis oder Entwickelungs-Störung abgeändert ist, da finden wir jenes Gesetz beschränkt, und zwar um so stärker, je mehr neue Entwickelungs-Verhältnisse durch Anpassung eingeführt sind (vergl. den I. Vortrag, S. 6—12)[100].

Wenn wir dieses Gesetz des ontogenetischen Zusammenhangs der systematisch (und daher auch phylogenetisch) verwandten Formen auf den Menschen anwenden und mit Beziehung auf dasselbe die frühesten menschlichen Zustände rasch an uns vorübergehen lassen, so fällt uns zuerst im Beginne der Keimesgeschichte die morphologische Identität der Eizelle des Menschen und der übrigen Säugethiere auf (Fig. 1, 13). Alle Eigenthümlichkeiten, welche das Säugethier-Ei auszeichnen, besitzt auch das menschliche Ei; insbesondere jene charakteristische Bildung seiner Hülle (*Zona pellucida*), welche dasselbe von dem Ei aller übrigen Thiere deutlich unterscheidet. Wenn der Embryo des Menschen ein Alter von vierzehn Tagen erreicht hat, bildet er eine kugelige Keimblase (— oder richtiger „Keimdarmblase" —) von ungefähr 4 mm Durchmesser. Eine verdickte Stelle ihrer Wand bildet einen einfachen, sohlenförmigen Keimschild von 2 mm Länge (Fig. 178). Auf der Rückenseite desselben zeigt sich in der Mittellinie die geradlinige Medullar-Furche, begrenzt von den beiden parallelen Rückenwülsten oder Markwülsten. Hinten geht dieselbe durch den neurenterischen Canal in den Urdarm oder die Primitivrinne über. Von dieser geht die Einstülpung der beiden Coelom-Taschen in der gleichen Weise aus, wie bei den übrigen Säugethieren (vergl. Fig. 93, 94, S. 241). In der Mitte des sohlenförmigen Keimschildes beginnen bald darauf die ersten Ursegmente aufzutreten. Der menschliche

Embryo ist in diesem Alter nicht zu unterscheiden von demjenigen anderer Säugethiere, z. B. des Kaninchens und des Hundes.

Eine Woche später, also nach dem Verlaufe von einundzwanzig Tagen, hat der menschliche Embryo bereits die doppelte Länge erreicht; er ist jetzt zwei Linien oder gegen fünf Millimeter lang und zeigt uns bereits in der Seiten-Ansicht die charakteristische Krümmung des Rückens, die Anschwellung des Kopfendes, die erste Anlage der drei höheren Sinnesorgane und die Anlage der Kiemenspalten, welche die Seiten des Halses durchbrechen (Fig. 169 III;



Fig. 169. **Menschliche Keime oder Embryonen aus der zweiten bis fünfzehnten Woche, in natürlicher Grösse,** von der linken Seite gesehen, der gewölbte Rücken nach rechts gekehrt, (grösstentheils nach Ecker). **II.** Mensch von **14** Tagen, **III.** von 3 Wochen, **IV.** von **4** Wochen, **V.** von 5 Wochen, **VI.** von 6 Wochen, **VII.** von **7** Wochen, **VIII.** von 8 Wochen, **XII.** von **12** Wochen, **XV.** von **15** Wochen.

Taf. IX, Fig. *M I*). Hinten aus dem Darme ist die Allantois hervorgewachsen. Der Embryo ist bereits vollständig vom Amnion umschlossen und hängt nur noch in der Mitte des Bauches durch den Dottergang mit der Keimblase zusammen, die sich in den Dottersack verwandelt. Es fehlen aber in diesem Entwickelungs-Stadium noch vollständig die Extremitäten oder Gliedmaassen; weder von

Armen noch von Beinen ist eine Spur vorhanden. Das Kopfende hat sich allerdings schon bedeutend vom Schwanzende gesondert oder differenzirt; auch treten vorn die ersten Anlagen der Hirnblasen, sowie unten am Vorderdarm das Herz schon mehr oder weniger deutlich hervor. Aber ein eigentliches Gesicht ist noch nicht ausgebildet. Auch suchen wir vergebens nach irgend einem besonderen Charakter, welcher in diesem Stadium den menschlichen Embryo von dem der anderen Säugethiere unterschiede. (Vergl. die Figuren der obersten Reihe auf Taf. VI—IX.)[103]

Abermals eine Woche später, nach Ablauf der vierten Woche, am 28.—30. Tage der Entwickelung, hat der menschliche Embryo eine Länge von vier bis fünf Linien oder ungefähr einem Centimeter erreicht (Fig. 169 IV; Taf. IX, Fig. *M II*). Wir können jetzt deutlich den Kopf mit seinen verschiedenen Theilen unterscheiden: im Inneren desselben die fünf primitiven Hirnblasen (Vorderhirn, Mittelhirn, Zwischenhirn, Hinterhirn und Nachhirn); unten am Kopfe die Kiemenbogen, welche die Kiemenspalten trennen; an den Seiten des Kopfes die Anlagen der Augen, ein Paar Grübchen der äusseren Haut, denen ein Paar einfache Bläschen aus der Seitenwand des Vorderhirns entgegenwachsen (Fig. 170, 171 *a*).

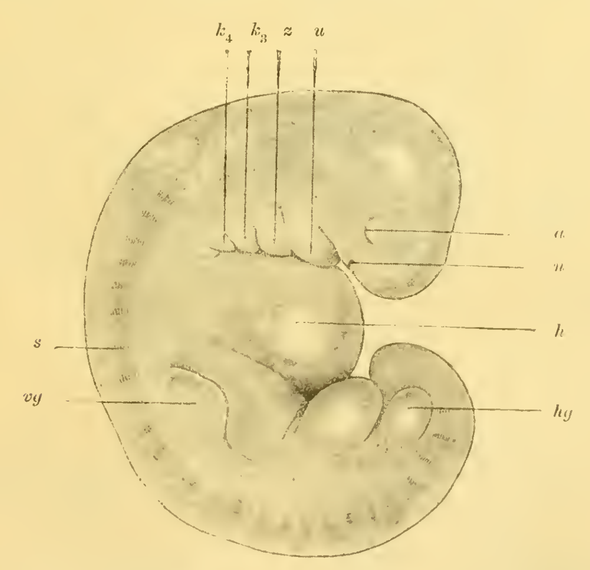


Fig. 170. **Sehr junger Menschen-Embryo, aus der vierten Woche**, 6 mm lang (der Gebärmutter einer Selbstmörderin 8 Stunden nach ihrem Tode entnommen), nach Rabl. *n* Nasengrübchen. *a* Auge. *u* Unterkiefer. *z* Zungenbeinbogen. k^3, k^4 dritter und vierter Kiemenbogen. *h* Herz. *s* Ursegmente. *vg* Vordergliedmaasse (Arm). *hg* Hintergliedmaasse (Bein).

Weit hinter den Augen, über dem letzten Kiemenbogen, ist die bläschenförmige Anlage des Gehörorganes sichtbar. In sehr starker, fast rechtwinkeliger Krümmung geht der sehr grosse Kopf in den Rumpf über. Dieser hängt in der Mitte der Bauchseite noch mit der Keimdarmblase zusammen; allein der Embryo hat sich schon stärker von derselben abgeschnürt, so dass sie bereits als Dottersack heraushängt. Wie der vordere Theil, so ist auch der hintere Theil des Körpers sehr stark gekrümmt, so dass das zugespitzte Schwanzende gegen den Kopf hin gerichtet ist. Der Kopf ist mit dem Gesichtstheil ganz auf die noch offene Brust herabgesunken. Die Krümmung wird bald so stark, dass der Schwanz fast die Stirn berührt (Fig. 169 V; Fig. 171). Man kann dann eigentlich drei oder vier besondere Krümmungen an der gewölbten Rückenseite unterscheiden, nämlich eine S c h e i t e l k r ü m m u n g oder „vordere Kopfkrümmung" in der Gegend der zweiten Hirnblase, eine N a c k e n - k r ü m m u n g oder „hintere Kopfkrümmung" am Anfang des Rückenmarks, und eine S c h w a n z k r ü m m u n g am hintersten Ende. Diese starke Krümmung theilt der Mensch nur mit den drei höheren

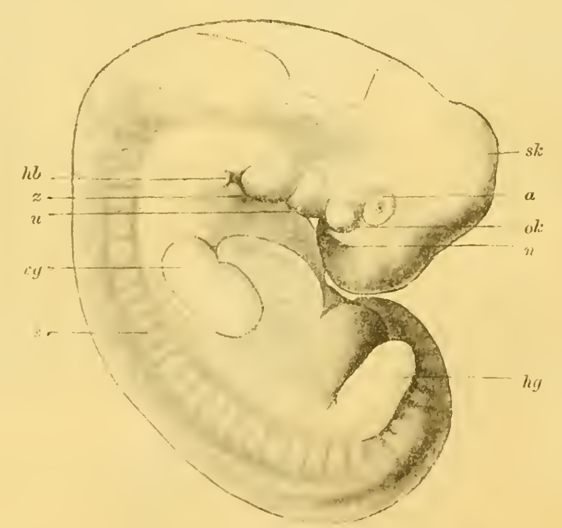


Fig. 171. **Menschen-Embryo aus der Mitte der fünften Woche**, 9 mm lang, nach Rabl. Buchstaben wie in der Fig. 170; ausserdem: *sk* Scheitelkrümmung. *ok* Oberkiefer. *hb* Halsbucht.

Wirbelthier-Klassen (den Amnionthieren), während sie bei den niederen viel schwächer oder gar nicht ausgesprochen ist. Der Mensch hat in diesem Alter von vier Wochen einen recht ansehnlichen Schwanz, der doppelt so lang als das Bein ist. Die Anlagen der


40 Tage
34 Tage
31 Tage
50 Tage
60 Tage



Gliedmaassen sind jetzt bereits deutlich abgesetzt: vier ganz einfache Knospen von der Gestalt einer rundlichen Platte, ein Paar Vorderbeine (*vg*) und ein Paar Hinterbeine (*hg*), die ersteren ein wenig grösser als die letzteren [104]).

Wenn wir den menschlichen Embryo in diesem einmonatlichen Alter öffnen (Fig. 172), so finden wir in der Leibeshöhle bereits

Fig. 172. **Menschlicher Embryo, vier Wochen alt,** von der Bauchseite, geöffnet. Brustwand und Bauchwand sind weggeschnitten, so dass der Inhalt der Brusthöhle und Bauchhöhle frei liegt. Auch sind sämmtliche Anhänge (Amnion, Allantois, Dottersack) entfernt, ebenso der mittlere Theil des Darmes. *n* Auge. 3 Nase. 4 Oberkiefer. 5 Unterkiefer. 6 zweiter, 6″ dritter Kiemenbogen. *ov* Herz (*o* rechte, *o′* linke Vorkammer; *v* rechte, *v′* linke Kammer). *b* Ursprung der Aorta. *f* Leber (*u* Nabelvene). *e* Darm (mit der Dotterarterie, bei *a′* abgeschnitten). *j′* Dottervene. *m* Urniere. *t* Anlage der Geschlechtsdrüse. *r* Enddarm (nebst dem Gekröse, *z*, abgeschnitten). *n* Nabelarterie. *u* Nabelvene. 7 After. 8 Schwanz. 9 Vorderbein. 9′ Hinterbein. (Nach Coste.)

Fig. 173. **Menschlicher Embryo, fünf Wochen alt,** von der Bauchseite, geöffnet (wie Fig. 172). Brustwand, Bauchwand und Leber sind entfernt. 3 Aeusserer Nasenfortsatz. 4 Oberkiefer. 5 Unterkiefer. *z* Zunge. *v* Rechte, *v′* linke Herzkammer. *o′* Linke Herzvorkammer. *b* Ursprung der Aorta. *b′b″b‴* Erster, zweiter, dritter Aortenbogen. *c c′ c″* Hohlvenen. *ae* Lungen (*y* Lungenarterie). *e* Magen. *m* Urnieren. (*j* Linke Dottervene. *s* Pfortader. a Rechte Dotterarterie. *n* Nabelarterie. *u* Nabelvene). *x* Dottergang. *i* Enddarm. 8 Schwanz. 9 Vorderbein. 9′ Hinterbein. Die Leber ist entfernt. (Nach Coste.)

Fig. 172.

Fig. 173.

den Darmcanal angelegt und von der Keimblase grösstentheils abgeschnürt. Mund- und After-Oeffnung sind auch schon vorhanden. Aber die Mundhöhle ist noch nicht von der Nasenhöhle getrennt und das Gesicht überhaupt noch nicht gebildet. Hingegen zeigt

das Herz bereits alle vier Abtheilungen; es ist sehr gross und füllt fast die ganze Brusthöhle aus (Fig. 172 *ov*). Hinter ihm liegen die ganz kleinen Anfänge der Lungen versteckt. Sehr gross sind die Urnieren (*m*), welche den grössten Theil der Bauchhöhle erfüllen und von der Leber (*f*) bis zum Beckendarm hinreichen. Sie sehen also, dass jetzt, am Ende des ersten Monats, alle wesentlichen Körpertheile bereits fertig angelegt sind. Dennoch sind auch in diesem Stadium noch keine Merkmale vorhanden, durch welche sich der menschliche Embryo von dem des Hundes oder des Kaninchens, des Rindes oder des Pferdes, kurz von dem aller höheren Säugethiere wesentlich unterschiede. Alle diese Embryonen besitzen jetzt noch im Ganzen die gleiche Gestalt und sind von dem Menschen höchstens durch die gesammte Körpergrösse oder durch ganz unbedeutende Unterschiede in der Grösse der einzelnen Theile verschieden. So ist z. B. der Kopf im Verhältnisse zum Rumpfe beim Menschen ein wenig grösser als beim Rinde. Der Schwanz ist beim Hunde etwas länger, als beim Menschen. Aber das Alles sind, wie Sie sehen, ganz geringfügige Differenzen. Hingegen ist die ganze innere Organisation, die Form, Lage und Zusammensetzung der einzelnen Körpertheile beim Embryo des Menschen von vier Wochen und bei den Embryonen der anderen Säugethiere aus den entsprechenden Stadien im Wesentlichen dieselbe.

Anders verhält es sich schon im zweiten Monate der menschlichen Entwickelung. Fig. 169 stellt einen Menschenkeim bei VI von 6 Wochen, bei VII von 7 Wochen und bei VIII von 8 Wochen in natürlicher Grösse dar. Jetzt beginnen allmählich die Unterschiede mehr hervorzutreten, welche den menschlichen Embryo von demjenigen des Hundes und der niederen Säugethiere trennen. Schon nach 6, und noch mehr nach 8 Wochen sind bereits bedeutende Differenzen sichtbar, namentlich in der Kopfbildung (Taf. IX, Fig. *MIII* etc.). Die Grösse der einzelnen Abschnitte des Gehirns ist jetzt beträchtlicher beim Menschen; der Schwanz umgekehrt erscheint kürzer. Andere Unterschiede sind zwischen dem Menschen und den niederen Säugethieren in der relativen Grösse innerer Theile zu finden. Aber auch in dieser Zeit ist der menschliche Keim von dem Embryo der nächstverwandten Säugethiere, der Affen, namentlich der anthropomorphen Affen, noch sehr wenig verschieden. Die Merkmale, durch welche wir den Embryo des Menschen von demjenigen der Affen sofort unterscheiden können, treten erst später deutlicher hervor. Selbst in einem weit vorgeschritteneren Stadium der Entwickelung, wo wir den menschlichen Embryo gegenüber

demjenigen der Hufthiere augenblicklich erkennen, ist derselbe dem Embryo der höheren Affen noch höchst ähnlich. Endlich erscheinen später auch diese Merkmale, und wir können während der letzten vier Monate des menschlichen Embryo-Lebens, vom sechsten bis neunten Monate der Schwangerschaft, den menschlichen Embryo auf den ersten Blick sicher von demjenigen aller übrigen Säugethiere unterscheiden. Dann machen sich auch bereits die Unterschiede der verschiedenen Menschen-Rassen, namentlich hinsichtlich der Schädelbildung, geltend. (Vergl. Taf. XII—XIV.)

Die auffallende Aehnlichkeit, welche zwischen den Embryonen des Menschen und der höheren Affen sehr lange Zeit besteht, verschwindet übrigens bei den niederen Affen viel früher. Am längsten bleibt sie natürlich bei den grossen anthropomorphen Affen bestehen (Gorilla, Schimpanse, Orang, Gibbon). Die physiognomische Aehnlichkeit in der Gesichtsbildung, durch welche uns diese Menschen-Affen überraschen, nimmt jedoch mit dem zunehmenden Alter immer mehr ab. Dagegen bleibt sie zeitlebens bei dem merkwürdigen Nasen-Affen von Borneo bestehen (Fig. 174), dessen



Fig. 174.



Fig. 175.

Fig. 174. **Der Kopf des Nasenaffen** (*Semnopithecus nasicus*) von Borneo. Nach Brehm.

Fig. 175. **Der Kopf der Miss Julia Pastrana**. Nach einer Photographie von Hintze.

schön geformte stattliche Nase mancher Mensch, bei dem dieses Organ zu kurz gerathen, mit Neid betrachten wird. Wenn man das Gesicht dieses Nasen-Affen mit demjenigen von besonders affenähnlichen Menschen (z. B. der berüchtigten Miss Julia Pastrana, Fig. 175) vergleicht, so wird der erstere als eine höhere Entwickelungsform gegenüber den letzteren erscheinen. Bekanntlich sind viele Menschen der Ansicht, dass gerade in ihrer Gesichtsbildung sich das „Ebenbild Gottes“ unverkennbar abspiegele. Wenn der Nasenaffe diese sonderbare Ansicht theilt, dürfte er

darauf wohl mehr Anspruch erheben, als jene kurznasigen oder mit Stumpfnase versehenen Menschen [105]).

Diese stufenweise fortschreitende Sonderung, die zunehmende Divergenz der menschlichen von der thierischen Form, welche auf dem Gesetze des ontogenetischen Zusammenhanges der systematisch verwandten Formen beruht, offenbart sich nun nicht allein in der Bildung der äusseren Körperform, sondern ebenso auch in der Gestaltung der inneren Organe. Sie offenbart sich ferner ebenso in der Gestaltung der Hüllen und Anhänge, die wir aussen um den Embryo herum finden, und welche wir jetzt zunächst etwas näher betrachten wollen. Zwei von diesen Anhängen, das Amnion und die Allantois, kommen nur den drei höheren Wirbelthierklassen zu, während der dritte, der Dottersack, sich bei den meisten Wirbelthieren findet. Dieser Umstand ist von hoher Bedeutung und liefert uns wesentliche Anhaltspunkte zur Feststellung des menschlichen Stammbaumes.

Was nun zunächst die äussere Eihülle betrifft, welche das ganze im Fruchtbehälter der Säugethiere eingebettete Ei umschliesst, so verhält sich diese beim Menschen ebenso wie bei den höheren Säugethieren. Ursprünglich ist das Ei, wie Sie sich erinnern werden, von dem glashellen, structurlosen *Ovolemma* oder der *Zona pellucida* umschlossen (Fig. 1, 13). Aber sehr bald, schon in den ersten Wochen der Entwickelung, tritt an deren Stelle die bleibende Zottenhaut (*Chorion*). Dieselbe entsteht aus dem äusseren Faltenblatte des Amnion, dem *Serolemma* oder der sogenannten „serösen Hülle", deren Bildung wir sogleich betrachten werden. Bei ihrer Entstehung ist die „seröse Hülle" eine ganz einfache, glatte, rings geschlossene Blase; sie umgiebt den Embryo mit seinen Anhängen wie ein weiter, überall geschlossener Sack; der Zwischenraum zwischen beiden, mit klarer, wässeriger Flüssigkeit erfüllt, ist das *Serocoelon* oder die Interamnionhöhle („extra-embryonale Leibeshöhle"). Aber frühzeitig bedeckt sich die glatte Aussenfläche des Sackes mit sehr zahlreichen kleinen Zotten, die eigentlich hohle Ausstülpungen von der Form eines Handschuhfingers sind (Fig. 176, 190 *z*, 191 *chz*). Dieselben verästeln sich und wachsen in die entsprechenden Vertiefungen hinein, welche die schlauchförmigen Drüsen der Schleimhaut des mütterlichen Fruchtbehälters bilden. So erhält das Ei seine bleibende feste Lage (Fig. 176—181).

Schon an menschlichen Eiern von 8—12 Tagen ist diese äussere Eihaut, die wir kurzweg Zottenhaut nennen werden, allenthalben mit kleinen Zotten bedeckt und bildet eine Kugel oder

ein Sphäroid von 6—8 Millimeter Durchmesser (Fig. 176—178). Indem sich im Inneren eine grössere Menge von Flüssigkeit ansammelt, dehnt sich die Zottenhaut immer mehr aus, so dass der Embryo nur einen kleinen Theil vom inneren Raum der Eiblase erfüllt. Zugleich werden die Zotten des Chorion immer zahlreicher und grösser. Ihre Aeste verzweigen sich stärker. Während die

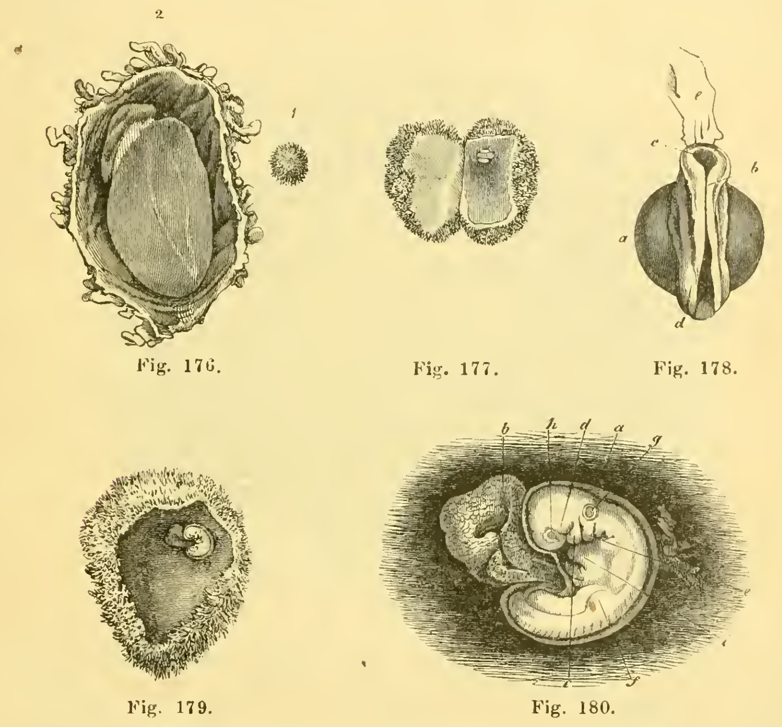


Fig. 176. Fig. 177. Fig. 178.

Fig. 179. Fig. 180.

Fig. 176. **Menschliches Ei** von 12—13 Tagen (?), nach ALLEN THOMSON. 1. Nicht geöffnet, in natürlicher Grösse. 2. Geöffnet und vergrössert. Innerhalb der äusseren Zottenhaut (Chorion) liegt auf der grossen Keimdarmblase links oben der kleine gekrümmte Keim.

Fig. 177. **Menschliches Ei** von 10 Tagen, nach ALLEN THOMSON, in natürlicher Grösse und geöffnet; in der rechten Hälfte oben rechts der kleine Keim.

Fig. 178. **Menschlicher Keim** von 10 Tagen, aus dem vorigen Ei genommen, zehnmal vergrössert. *a* Dottersack. *b* Nackentheil (wo die Markfurche schon geschlossen ist). *c* Kopftheil (mit offener Markfurche). *d* Hintertheil (mit offener Markfurche). *e* ein Fetzen vom Amnion.

Fig. 179. **Menschliches Ei** von 20—22 Tagen, nach ALLEN THOMSON, in natürlicher Grösse, geöffnet. Die äussere Zottenhaut bildet eine geräumige Blase, an deren Innenwand der kleine Keim (rechts oben) durch einen kurzen Nabelstrang befestigt ist.

Fig. 180. **Menschlicher Keim** von 20—22 Tagen, aus dem vorigen Ei genommen, vergrössert. *a* Amnion. *b* Dottersack. *c* Unterkiefer-Fortsatz des ersten Kiemenbogens. *d* Oberkiefer-Fortsatz desselben. *e* Zweiter Kiemenbogen (dahinter noch zwei kleinere). Drei Kiemenspalten sind deutlich sichtbar. *f* Anlage des Vorderbeins. *g* Gehörbläschen. *h* Auge. *i* Herz.

Zotten anfänglich die ganze Oberfläche bedecken, werden sie später auf dem grössten Theile derselben rückgebildet; sie entwickeln sich dafür um so stärker an einer Stelle, dort nämlich, wo sich aus der Allantois die Placenta bildet.

Wenn wir das Chorion eines menschlichen Embryo von drei Wochen öffnen, so finden wir an der Bauchseite des Keimes einen grossen, runden, mit Flüssigkeit gefüllten Sack. Das ist der



Fig. 181. **Menschlicher Embryo mit seinen Hüllen,** sechs Wochen alt. Die äussere Hülle des ganzen Eies bildet das mit verästelten Zotten dicht bedeckte Chorion, hervorgegangen aus der serösen Hülle. Der Embryo ist von dem zartwandigen Amnion-Sack umschlossen. Der Dottersack ist auf ein kleines birnförmiges „Nabelbläschen" reducirt; der dünne Stiel desselben, der lange „Dottergang" ist im Nabelstrang eingeschlossen. In letzterem liegt hinter dem Dottergang der viel kürzere Stiel der Allantois, deren innere Lamelle (Darmdrüsenblatt) bei den meisten Säugethieren ein ansehnliches Bläschen darstellt, während die äussere Lamelle sich an die Innenwand der äusseren Eihaut anlegt und hier die Placenta bildet. (Halbschematisch.)

Dottersack oder die sogenannte „Nabelblase", deren Entstehung wir schon früher kennen gelernt haben. Je grösser der Embryo wird, desto kleiner wird umgekehrt der Dottersack. Später erscheint sein Rest nur noch als ein kleines, birnförmiges Bläschen, das, an einem langen, dünnen Stiel befestigt, aus dem offenen Bauch des Keimes hervorhängt (Fig. 181). Dieser Stiel ist der Dottergang und wird beim Verschlusse des Nabels endlich vom Körper getrennt. Die Wand des Nabelbläschens besteht, wie Sie sich

erinnern werden, aus einer inneren Lamelle, dem Darmdrüsenblatte, und einer äusseren Lamelle, dem Darmfaserblatte. Sie ist also aus denselben Bestandtheilen wie die Darmwand selbst zusammengesetzt und bildet in der That eine unmittelbare Fortsetzung derselben. Bei den Vögeln und Reptilien, wo der Dottersack viel grösser ist, enthält er eine beträchtliche Menge von Nahrungsmaterial, eiweiss- und fettartigen Stoffen. Diese treten durch den Dottergang in die Darmhöhle ein und dienen zur Ernährung; ebenso bei den eierlegenden Schnabelthieren oder Monotremen. Bei

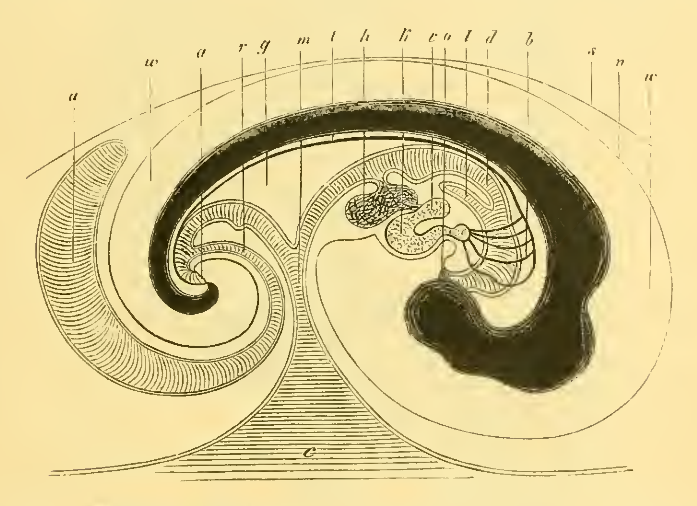


Fig. 182. **Medianer Längsschnitt durch den Embryo** eines Hühnchens (vom fünften Tage der Bebrütung), von der rechten Seite gesehen (Kopf rechts, Schwanz links). Rückenleib (Episoma) schwarz, mit convexer Rückenfläche. *d* Darm. *o* Mund. *a* After. *h* Leber. *g* Gekröse *l* Lunge. *v* Herzvorkammer. *k* Herzkammer. *b* Arterienbogen. *t* Aorta. *c* Dottersack. *m* Dottergang. *u* Allantois. *r* Stiel der Allantois. *n* Amnion. *w* Amnionhöhle. *s* Seröse Hülle. Nach Baer.

den übrigen, lebendig gebärenden Säugethieren hat der Dottersack eine viel geringere Bedeutung für die Ernährung des Keimes und wird bereits in früher Zeit rückgebildet.

Hinter dem Dottersack bildet sich schon frühzeitig am Bauche des Säugethier-Embryo ein zweiter Anhang, der für diesen eine viel grössere Bedeutung besitzt. Das ist die Allantois oder der „Urharnsack“, ein wichtiges embryonales Organ, welches nur den drei höheren Wirbelthierklassen zukommt. Bei allen Amnioten wächst die Allantois schon frühzeitig aus dem hinteren Ende des Darmcanales, aus der Beckendarmhöhle hervor (Fig. 182 *r*, *u*, 183 *ALC*). Sie ist aufzufassen als eine Verlängerung der Harnblase

der Amphibien, welche bei den von diesen abstammenden Protamnioten (— den Stammformen der Amnionthiere —) aus dem Coelom des Embryo hervorgewachsen ist, um nun an dessen Ernährung Theil zu nehmen. Ihre erste Anlage erscheint als ein kleines Bläschen am Rande der Beckendarmhöhle, stellt eine Ausstülpung des Darmes dar und besitzt also ebenfalls (wie der Dottersack) eine zweiblättrige Wand. Die Höhlung des Bläschens ist ausgekleidet von dem Darmdrüsenblatte, und die äussere Lamelle der Wand wird gebildet von dem verdickten Darmfaserblatte. Das kleine Bläschen wird grösser und grösser, und wächst zu einem ansehnlichen, mit Flüssigkeit gefüllten Sacke heran, in dessen

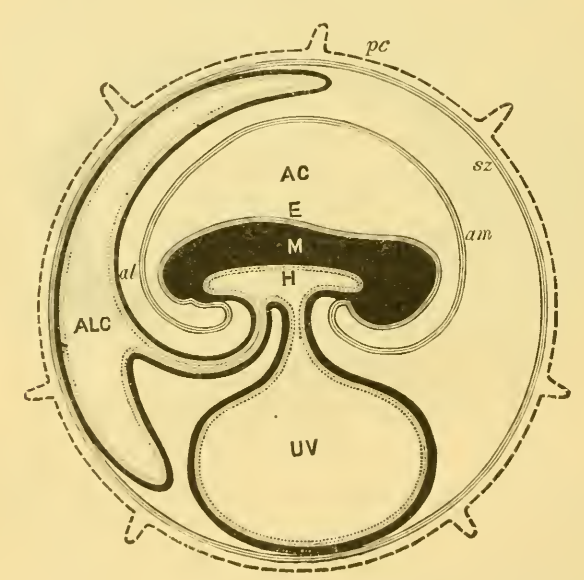


Fig. 183. **Schema der Embryorgane der Säugethiere** (Keimhüllen und Keimanhänge). Nach TURNER. *E*, *M*, *H* Aeusseres, mittleres und inneres Keimblatt des Keimschildes, der im medianen Längsschnitt, von der rechten Seite gesehen, gedacht ist. *am* Amnion. *AC* Amnion-Höhle. *UV* Dottersack oder Nabelblase. *ALC* Allantois. *al* Pericoelom oder Serocoelon (Interamnion-Höhle). *sz* Serolemma (oder seröse Hülle). *pc* Prochorion (mit Zotten).

Wand sich mächtige Blutgefässe ausbilden. Bald erreicht derselbe die Innenwand der Eihöhle und breitet sich daselbst auf der inneren Fläche des Chorion aus (Fig. 183 *ALC*). Bei vielen Säugethieren wird die Allantois so gross, dass sie schliesslich den ganzen Embryo mit den übrigen Anhängen als weite Hülle umgiebt und sich über die ganze innere Fläche der Eihaut ausdehnt. Wenn man ein solches Ei anschneidet, kommt man zunächst in

einen grossen mit Flüssigkeit gefüllten Hohlraum: das ist die Höhle der Allantois, und erst wenn man diese Hülle entfernt hat, kommt man auf die Amnion-Blase, welche den eigentlichen Embryokörper einschliesst.

Die weitere Entwickelung der Allantois zeigt in den drei Unterklassen der Säugethiere wichtige Verschiedenheiten. Die beiden niederen Subclassen, Monotremen und Beutelthiere, behalten

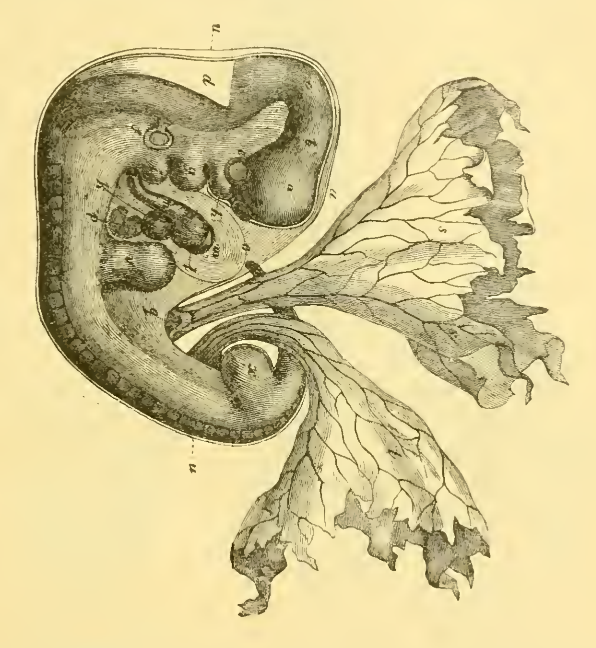


Fig. 184. **Hunde-Embryo**, von der rechten Seite. *a* erste, *b* zweite, *c* dritte, *d* vierte Hirnblase. *e* Auge. *f* Gehörbläschen. *g h* erster Kiemenbogen (*g* Unterkiefer, *h* Oberkiefer). *i* zweiter Kiemenbogen. *k l m* Herz (*k* rechte Vorkammer, *l* rechte, *m* linke Kammer). *n* Aorta-Ursprung. *o* Herzbeutel. *p* Leber. *q* Darm *r* Dottergang. *s* Dottersack (abgerissen). *t* Allantois (abgerissen). *u* Amnion. *v* Vorderbein. *x* Hinterbein. Nach Bischoff.

noch die einfachere Bildung ihrer Vorfahren, der Reptilien, bei. Die Wand der Allantois und des sie überkleidenden Serolemma bleibt hier, wie auch bei den Vögeln, glatt und bildet keine Zotten. Bei der dritten Subclasse der Mammalien hingegen bildet das Serolemma durch Ausstülpung an seiner äusseren Oberfläche zahlreiche hohle Zotten und wird daher nun als Zottenhaut (*Chorion* oder *Mallochorion*) bezeichnet. Das Darmfaserblatt der Allantois, mit den Aesten der Nabelgefässe reichlich ausgestattet, dringt in diese serösen Zotten des „primären Chorion“ ein und bildet so das

„secundäre Chorion". Die embryonalen Blutgefässe desselben treten in innige Wechsel-Beziehung zu den benachbarten mütterlichen Blutgefässen des umgebenden Fruchtbehälters (*Uterus*), und so entsteht der mächtige Ernährungs-Apparat des Embryo, welchen man als Gefässkuchen oder Mutterkuchen (*Placenta*) bezeichnet.



Fig. 185. **Hunde-Embryo**, 25 Tage alt, von der Bauchseite, geöffnet (wie Fig 172 und 173). Brustwand und Bauchwand sind entfernt. *a* Nasengruben. *b* Augen. *c* Unterkiefer (erster Kiemenbogen). *d* Zweiter Kiemenbogen. *e f g h* Herz (*e* rechte, *f* linke Vorkammer; *g* rechte, *h* linke Kammer). *i* Aorta (Ursprung). *kk* Leber (in der Mitte zwischen beiden Lappen die durchschnittene Dottervene). *l* Magen. *m* Darm. *n* Dottersack. *o* Urnieren. *p* Allantois. *q* Vorderbeine. *r* Hinterbeine. Der krumme Embryo ist gerade gestreckt. Nach Bischoff.

Der Stiel der Allantois, welcher den Embryo mit der Placenta verbindet und die starken Nabel-Blutgefässe vom ersteren zur letzteren führt, wird vom Amnion überzogen und bildet mit dieser Amnion-Scheide und dem Stiel des Dottersackes zusammen den sogenannten Nabelstrang (Fig. 186 *al*). Indem das blutreiche und mächtige Gefässnetz der kindlichen Allantois sich an die mütterliche Schleimhaut des Fruchtbehälters innig anschmiegt, und indem sich die Zwischenwand zwischen den mütterlichen und kindlichen Blutgefässen stark verdünnt, entsteht jener merkwürdige

Ernährungs-Apparat des kindlichen Körpers, der für die Placentalthiere (*Placentalia* oder *Choriata*) charakteristisch ist; wir werden auf die besondere Bedeutung desselben später zurückkommen (vergl. den XXIII. Vortrag).

In den einzelnen Ordnungen der Säugethiere erleidet die Placenta mancherlei Umbildungen, die zum Theil von grosser phylogenetischer Bedeutung und systematisch verwerthbar sind. Nur eine von diesen soll hier schon besonders hervorgehoben werden, die wichtige, erst im letzten Jahre von SELENKA festgestellte Thatsache, dass die eigenthümliche Placentation des Menschen nur den Menschen-Affen oder Anthropoiden zukommt. Bei dieser höchstentwickelten Gruppe der Säugethiere verliert die kleine Allantois frühzeitig ihre Höhle und erfährt sodann, im Zusammenhang mit dem Amnion, ganz eigenartige Veränderungen. Der

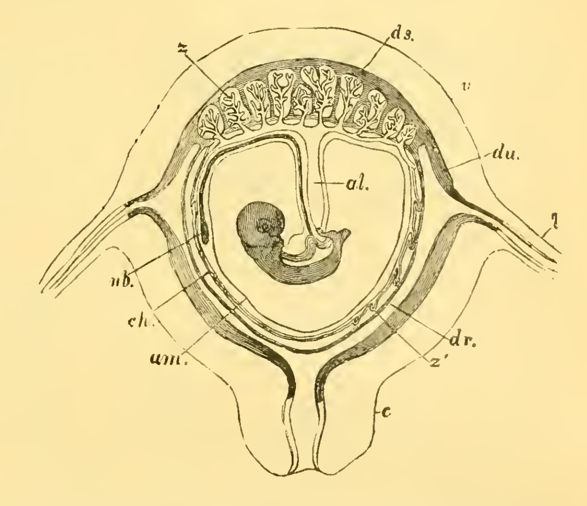


Fig. 186. Schematischer Frontal-Schnitt durch die schwangere menschliche Gebärmutter Nach LONGET. **Der Embryo ist aufgehängt am Nabelstrange, der den Allantois-Stiel (*al*) einschliesst. *nb* Nabelblase. *am* Amnion. *ch* Chorion. *ds* Decidua serotina, *dv* Decidua vera, *dr* Decidua reflexa. *z* Zotten der Placenta. *c* Cervix uteri. *u* Gebärmutter.**

Nabelstrang entwickelt sich hier aus einem sogenannten „Bauchstiel". Noch vor Kurzem betrachtete man diesen als eine ganz besondere, nur dem Menschen eigenthümliche Bildung. Jetzt wissen wir durch SELENKA, dass der vielbesprochene Bauchstiel nichts Anderes ist als der Allantois-Stiel, vereinigt mit dem verlagerten Amnion-Stiel und dem rudimentären Dottersack-Stiel. Ganz dieselbe Bildung wie beim Menschen, zeigt er auch beim Orang, Schimpanse und Gorilla; sie ist demnach nicht ein Gegenbeweis, sondern ein neuer schlagender Beweis für die nahe Blutsverwandtschaft der Menschen-Affen und des Menschen.

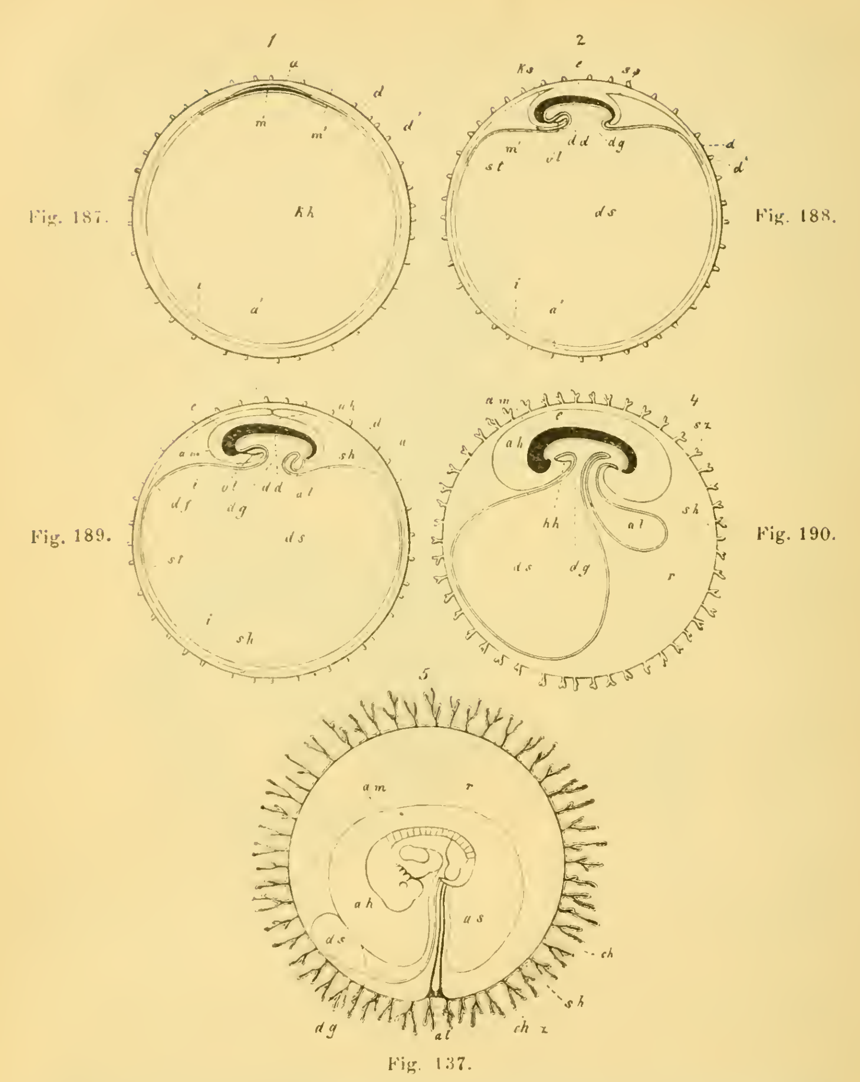


Fig. 187—191. **Fünf schematische Längsschnitte durch den reifenden Säugethier-Keim und seine Eihüllen.** In Fig. 187—190 geht der Längsschnitt durch die Sagittal-Ebene oder die Mittelebene des Körpers, welche rechte und linke Hälfte scheidet; in Fig. 191 ist der Keim von der linken Seite gesehen In Fig. 187 umschliesst das mit Zotten (*d'*) besetzte Prochorion (*d*) die Keimblase, deren Wand aus den beiden primären Keimblättern besteht. Zwischen dem äusseren (*a*) und inneren (*i*) Keimblatte hat sich im Bezirke des Fruchthofes das mittlere Keimblatt (*m*) entwickelt. In Fig. 188 beginnt der Embryo (*e*) sich von der Keimblase (*ds*) abzuschnüren, während sich rings um ihn der Wall der Amnionfalte erhebt (vorn als Kopfscheide, *ks*, hinten als Schwanzscheide, *ss*). In Fig. 189 stossen die Ränder der Amnionfalte (*am*) oben über dem Rücken des Embryo zusammen und bilden so die Amnionhöhle (*ah*); indem sich der Embryo (*e*) stärker von der Keimblase (*ds*) abschnürt, entsteht

Die Allantois ist also für den Stammbaum des Menschen in dreifacher Beziehung von besonderem Interesse: erstens weil dieser Anhang den niederen Wirbelthier-Klassen überhaupt fehlt und nur bei den drei höheren Klassen des Stammes, den Reptilien, Vögeln und Säugethieren, zur Entwickelung kommt; zweitens, weil die Placenta aus der Allantois sich nur bei den Placentalien oder den höheren Säugethieren und dem Menschen entwickelt, nicht aber bei den niederen Säugethieren (Beutelthieren und Monotremen); drittens endlich, weil die merkwürdigen Eigenheiten der menschlichen Placentabildung nur bei den Menschen-Affen sich wiederfinden, nicht aber bei den übrigen Placental-Thieren.

Ebenso wie die Allantois, gehört zu den charakteristischen Eigenthümlichkeiten der drei höheren Wirbelthierklassen auch der dritte, früher schon erwähnte Anhang des Embryo, das Amnion, die sogenannte „Fruchthaut oder Wasserhaut". Das Amnion haben

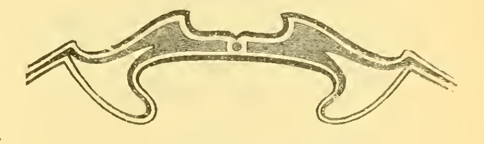


Fig. 192. **Querschnitt durch den Embryo** eines Hühnchens (etwas hinter der vorderen Darmpforte) vom Ende des ersten Brütetages. Oben ist die Markrinne, unten die Darmrinne noch weit offen. Jederseits ist die Anlage der Leibeshöhle zwischen Hautfaserblatt und Darmfaserblatt sichtbar. Rechts und links davon nach aussen beginnen sich die Seitenkappen des Amnion zu erheben. Nach Remak.

wir kennen gelernt bei Gelegenheit der Abschnürung des Embryo von der Keimdarmblase (S. 307). Wir fanden, dass die Wände derselben sich rings um den embryonalen Körper herum in Form einer ringförmigen Falte erheben. Vorn tritt diese Falte hoch hervor in Form der sogenannten „Kopfkappe oder Kopfscheide" (Fig. 188 *ks*); hinten wölbt sie sich ebenfalls stark empor als „Schwanzkappe oder Schwanzscheide" (*ss*); seitlich rechts und links ist die Falte anfangs niedriger und heisst hier „Seitenkappe oder Seitenscheide" (Fig. 192). Alle diese „Kappen oder Scheiden" sind

der Darmcanal (*dd*), aus dessen hinterem Ende die Allantois hervorwächst (*al*). In Fig. 190 wird die Allantois (*al*) grösser; der Dottersack (*ds*) kleiner. In Fig. 191 zeigt der Embryo bereits die Kiemenspalten und die Anlagen der beiden Beinpaare; das Chorion hat verästelte Zotten gebildet. In allen 5 Figuren bedeutet: *e* Embryo. *a* Aeusseres Keimblatt. *m* Mittleres Keimblatt. *i* Inneres Keimblatt. *am* Amnion. (*ks* Kopfscheide. *ss* Schwanzscheide). *ah* Amnion-Höhle. *as* Amnionscheide des Nabelstranges. *kh* Keimdarmblase. *ds* Dottersack (Nabelblase). *dg* Dottergang. *df* Darmfaserblatt. *dd* Darmdrüsenblatt. *al* Allantois. $vl = hh$ Herzgegend. *d* Dotterhaut oder Prochorion. *d'* Zöttchen desselben. *sh* Seröse Hülle. *sz* Zotten derselben. *ch* Zottenhaut oder Chorion. *chz* Zotten desselben. *st* Terminal-Vene. *r* Der mit Flüssigkeit gefüllte Raum zwischen Amnion und Chorion (Pericoel oder Serocoel). Nach Kölliker. Vergl. Taf. V, Fig. 14 und 15.

nur Theile einer zusammenhängenden ringförmigen Falte, welche ringsherum den Embryo umgiebt. Diese wird höher und höher, steigt wie ein grosser Ringwall empor und wölbt sich endlich grottenartig über dem Körper des Embryo zusammen. Die Ränder der Ringfalte berühren sich und verwachsen mit einander (Fig. 193). So kommt denn zuletzt der Embryo in einen dünnhäutigen Sack zu liegen, der mit dem Amnionwasser gefüllt ist (Fig. 190, 191 *ah*).

Nachdem der völlige Verschluss des Sackes erfolgt ist, löst sich die innere Lamelle der Falte, welche die eigentliche Wand des Amnion-Sackes bildet, vollständig von der äusseren Lamelle ab.

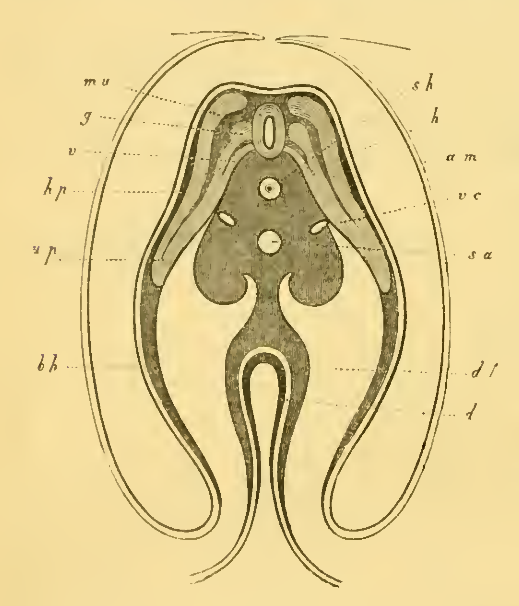


Fig. 193. Querschnitt durch den Embryo eines Hühnchens in der Nabelgegend (vom fünften Brütetage). Die Amnionfalten (*am*) berühren sich beinahe oben über dem Rücken des Embryo. Der Darm (*d*) geht unten noch offen in den Dottersack über. *df* Darmfaserblatt. *sh* Chorda. *sa* Aorta. *vc* Cardinal-Venen. *bh* Bauchwand, noch nicht geschlossen. *v* vordere, *g* hintere Rückenmarks-Nervenwurzeln. *mu* Muskelplatte. *hp* Lederplatte. *h* Hornplatte. (Nach Remak.)

Diese letztere legt sich an die äussere Eihaut oder das „Prochorion" inwendig an, verdrängt dasselbe und bildet nun selbst die bleibende äussere Umhüllung des Embryo, von Baer als „Seröse Hülle" beschrieben. Dieses Serolemma besteht, ebenso wie die dünne Wand des Amnion-Sackes, aus zwei Schichten, dem neuralen und parietalen Keimblatte. Das letztere ist hier allerdings sehr dünn und zart, lässt sich aber doch deutlich als eine directe Fortsetzung des Hautfaserblattes erkennen. Natürlich ist, jenem Faltungs-Vorgange entsprechend, das parietale Mittelblatt beim Serolemma nach innen, dagegen beim Amnion nach aussen gekehrt. Der Zwischenraum zwischen demselben und der Allantois ist das Pericoelom oder die Interamnion-Höhle (die extraembryonale Leibeshöhle, Fig. 183 *al*).

Von den drei eben besprochenen blasenförmigen Anhängen des Amnioten-Embryo besitzt das Amnion zu keiner Zeit seiner Existenz Blutgefässe. Dagegen sind die beiden anderen Blasen, Dottersack und Allantois, mit mächtigen Blutgefässen versehen, welche die Ernährung des embryonalen Körpers vermitteln. Hier dürfte es nun am Orte sein, etwas über den ersten Blutkreislauf des

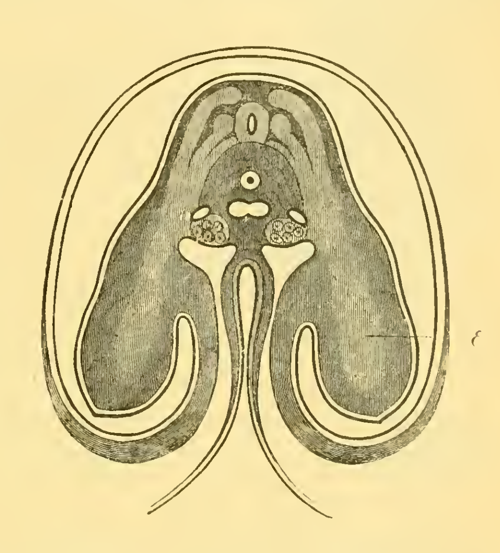


Fig. 194. **Querschnitt durch den Embryo** eines Hühnchens in der Schultergegend (vom fünften Brütetage). Der Schnitt geht mitten durch die Anlagen der Vorderbeine (oder Flügel, *E*). Die Amnionfalten sind oben über dem Rücken des Embryo vollständig zusammengewachsen. (Nach Remak.) Vergl. im Uebrigen Fig. 191, Fig. 192 und Fig. 193; sowie Taf. V, Fig. 14.

Embryo überhaupt zu bemerken und über das Centralorgan desselben, das Herz. Die ersten Blutgefässe und das Herz, sowie auch das erste Blut selbst, entwickeln sich aus dem Darmfaserblatte. Deshalb wurde das letztere auch von früheren Embryologen geradezu „Gefässblatt" genannt. Die Benennung ist in einem gewissen Sinne ganz richtig. Nur ist sie nicht so zu verstehen, als ob alle Blutgefässe des Körpers aus diesem Blatte hervorgingen, oder als ob das ganze Gefässblatt nur für die Bildung von Blutgefässen verwendet würde. Beides ist nicht der Fall. Blutgefässe können auch in anderen Theilen, insbesondere in den verschiedenen Producten des Hautfaserblattes, selbständig sich bilden. Das Gewebe, welches die Blutgefässe zusammensetzt, gehört zu jenen secundären Producten des Mesoderms, welche nicht als epitheliale Platten sich abspalten, sondern überall in Lücken zwischen den Epithel-Producten der Keimblätter auftreten können und von Hertwig unter dem Begriffe des Zwischenblattes oder Mesenchyms abgetrennt werden. Das innere Gefäss-Epithel scheint jedoch aus dem Entoderm zu entstehen.

Das Herz und die Blutgefässe, sowie überhaupt das ganze Gefäss-System, gehören keineswegs zu den ältesten Theilen des thierischen Organismus. Schon Aristoteles hatte angenommen, dass das Herz beim bebrüteten Hühnchen zuerst von allen Theilen gebildet werde; und viele spätere Schriftsteller theilten diese Annahme. Das ist aber keineswegs der Fall. Vielmehr sind die wichtigsten Körpertheile, namentlich die vier secundären Keimblätter, Markrohr und Chorda, längst angelegt, ehe die erste Spur des Blutgefäss-Systems erscheint. Diese Thatsache ist, wie wir später sehen werden, ganz im Einklang mit der Phylogenie des Thierreichs. Die Niederthiere oder Coelenterien (Gastraeaden, Cnidarien, Platoden), zu welchem auch ein Theil unserer älteren thierischen Vorfahren gehört, besitzen weder Blut, noch Herz.

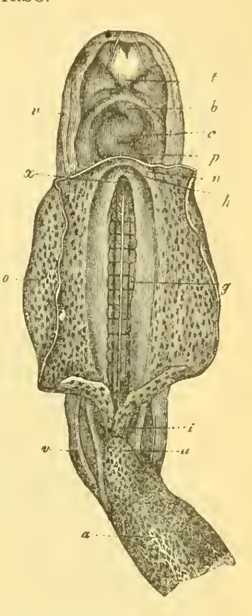
Die ersten Blutgefässe des Säugethier-Embryo kennen Sie bereits aus den früher von uns untersuchten Querschnitten (Fig. 138—141, S. 312). Es sind das erstens die beiden Urarterien oder „primitiven Aorten", welche in den engen Längsspalten zwischen Urwirbeln, Seitenplatten und Darmdrüsenblatt liegen (Fig. 131 *ao*, 138 *ao*); und zweitens die beiden Hauptvenen oder „Cardinal-Venen", welche etwas später nach aussen von ersteren, oberhalb der Urnierengänge, auftreten (Fig. 139—146 *vc*).

In ganz derselben Weise und in Zusammenhang mit diesen ersten Gefässen entsteht aus dem Darmfaserblatte auch das Herz, und zwar in der unteren Wand des Vorderdarmes, weit vorn an der Kehle, wo das Herz bei den Fischen zeitlebens liegt. Das Herz der Wirbelthiere ist ursprünglich nichts als eine locale Erweiterung jenes medianen venösen Bauchgefässes, welches an der unteren Wand des Darmes verläuft, und welches wir früher bei unserem Urwirbelthiere als Principal-Vene kennen gelernt haben (Fig. 95, 97 *v*, S. 256). Das einfache spindelförmige Herz, welches hier an der Grenze von Kopf und Rumpf anzunehmen ist, tritt an derselben Stelle, gleich hinter dem Kiemendarm, auch bei den Embryonen der Schädelthiere auf, so bei den Cyclostomen (Taf. XI, Fig. 16 *h*) und bei den Fischen. Durch die Contraction seiner Muskelwand wird das venöse Blut, welches die Subintestinal-Vene zuführt, in die Kiemen-Arterie (an der Unterseite des Kiemendarms) getrieben.

Auch bei den Amphibien ist diese einfache Anlage des Herzens unpaar. Bei den Amnioten hingegen tritt die erste Anlage paarig auf, in Gestalt von zwei getrennten Herzhälften (Fig. 127 *h*). Beide Hälften rücken aber bald zusammen und verschmelzen in der ventralen Mittellinie der Kopfdarmwand zu einem einfachen

unpaaren Schlauch. Jene paarige Anlage ist eine spätere cenogenetische Erscheinung, bedingt durch die flache Ausbreitung des Keimschildes auf der voluminösen Dotterblase.

Die einfache spindelförmige Anlage des Herzens, die sich von der Bauchwand des Kopfdarms abschnürt, besteht aus beiden Keimblättern der Darmwand, indem eine kleine Ausstülpung des Darmdrüsenblattes in den Schlauch aufgenommen wird. Aus dieser entsteht das Endocard, die epitheliale innere Zellen-Auskleidung des Herzens. Seine dicke Muskelwand dagegen, das Myocard, wird durch die Zellen des Darmfaserblattes oder des visceralen Mittelblattes gebildet. Aus diesen gehen auch die rothen



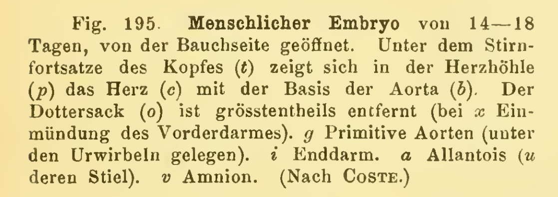


Fig. 195. **Menschlicher Embryo** von 14—18 Tagen, von der Bauchseite geöffnet. Unter dem Stirnfortsatze des Kopfes (*t*) zeigt sich in der Herzhöhle (*p*) das Herz (*c*) mit der Basis der Aorta (*b*). Der Dottersack (*o*) ist grösstentheils entfernt (bei *x* Einmündung des Vorderdarmes). *g* Primitive Aorten (unter den Urwirbeln gelegen). *i* Enddarm. *a* Allantois (*u* deren Stiel). *v* Amnion. (Nach Coste.)

Blutzellen hervor, sowie die ersten Gefässanlagen, die mit dem Herzen zusammenhängen. Auch diese sind anfangs solide, runde Zellenstränge, Dann höhlen sie sich aus, indem Flüssigkeit in ihrer Axe abgesondert wird. Einzelne Zellen lösen sich ab, schwimmen frei in der Flüssigkeit umher und werden so zu Blutzellen. Das gilt ebensowohl von den Arterien oder „Schlagadern" (die das Blut aus dem Herzen wegführen), als von den Venen oder „Blutadern" (welche das Blut zum Herzen zurückleiten). Die weissen Blutzellen (Lymphzellen oder Leukocyten) sind Wanderzellen, welche frei im Mesenchym zu entstehen und erst secundär in die Blutgefässe einzuwandern scheinen.

Anfänglich liegt das Herz aller Wirbelthiere in der Bauchwand des Kopfdarms selbst, oder in dem ventralen Mesenterium („Herzgekröse"), durch welches diese eine Zeitlang mit der Leibeswand zusammenhängt. Bald aber schnürt sich das Herz von seiner Ursprungsstätte ab, und kommt nun frei in eine Höhle zu liegen, die Herzbeutelhöhle (Fig. 196 *c*). Kurze Zeit hängt es noch durch die dünne Platte des Mesocardium oder Herzgekröses (*hg*) mit ersterer zusammen. Nachher liegt es ganz frei in der Herzbeutel-

höhle und steht nur noch durch die von ihm ausgehenden Gefässstämme mit der Darmwand in directer Verbindung (Fig. 196).

Das vordere Ende des spindelförmigen Herzschlauches, der bald eine S-förmig gekrümmte Gestalt annimmt (Fig. 198), spaltet sich in einen rechten und linken Ast. Diese beiden Röhren sind bogenförmig nach oben gekrümmt und stellen die beiden ersten Aorten-Bogen dar. Sie steigen in der Wand des Vorderdarmes empor, den sie gewissermaassen umschlingen, und vereinigen sich dann oben, an der oberen Wand der Kopfdarmhöhle, zu einem grossen unpaaren Arterien-Stamm, der unmittelbar unter der Chorda nach hinten verläuft und der Aorten-Stamm genannt wird (Fig. 197 *Ao*). Das erste Aortenbogen-Paar steigt an der Innenwand des ersten

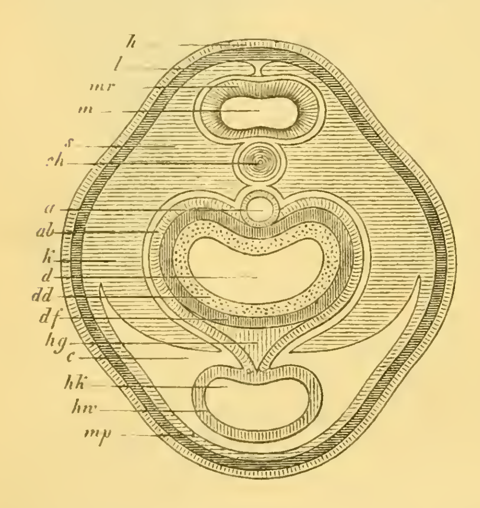


Fig. 196. **Schematischer Querschnitt durch den Kopf eines Säugethier-Embryo.** *h* Hornplatte. *m* Markrohr (Hirnblase). *mr* Wand desselben. *l* Lederplatte. *s* Schädel-Anlage. *ch* Chorda. *k* Kiemenbogen. *mp* Muskelplatte. *c* Herzhöhle, vorderster Theil der Leibeshöhle (Coelom). *d* Darmrohr. *dd* Darmdrüsenblatt. *df* Darmmuskelplatte. *hg* Herzgekröse. *hw* Herzwand. *hk* Herzkammer. *ab* Aortenbogen. *a* Querschnitt des Aortenstammes.

Kiemenbogen-Paares empor und liegt also zwischen dem ersten Kiemenbogen (*k*) nach aussen und dem Vorderdarm (*d*) nach innen, gerade so wie diese Gefässbogen beim erwachsenen Fische zeitlebens liegen. Der unpaare Aorten-Stamm, welcher aus der oberen Vereinigung dieser beiden ersten Gefässbogen hervorgeht, spaltet sich alsbald wieder in zwei parallele Aeste, die beiderseits der Chorda nach hinten verlaufen. Das sind die Ihnen bereits bekannten „primitiven Aorten“, die auch hintere Wirbel-Arterien heissen (*Arteriae vertebrales posteriores*). Hinten geben nun diese beiden Arterienstämme jederseits unter rechten Winkeln 4—5 Aeste ab, welche aus dem Embryokörper hinüber in den Fruchthof treten und Nabelgekrös-Arterien (*Arteriae omphalo-mesentericae*) oder Dotter-Arterien (*Arteriae vitellinae*) heissen. Sie stellen die

erste Anlage eines Fruchthof-Kreislaufes dar. Die erste Gefässbildung geht also über den Embryokörper hinaus und erstreckt sich bis zum Rande des Fruchthofes. Anfangs bleiben sie auf den dunkeln Fruchthof oder den sogenannten „Gefässhof" (*Area opaca* oder *Area vasculosa*) beschränkt. Später aber dehnen sie sich über die ganze Oberfläche der Keimdarmblase aus. Der ganze

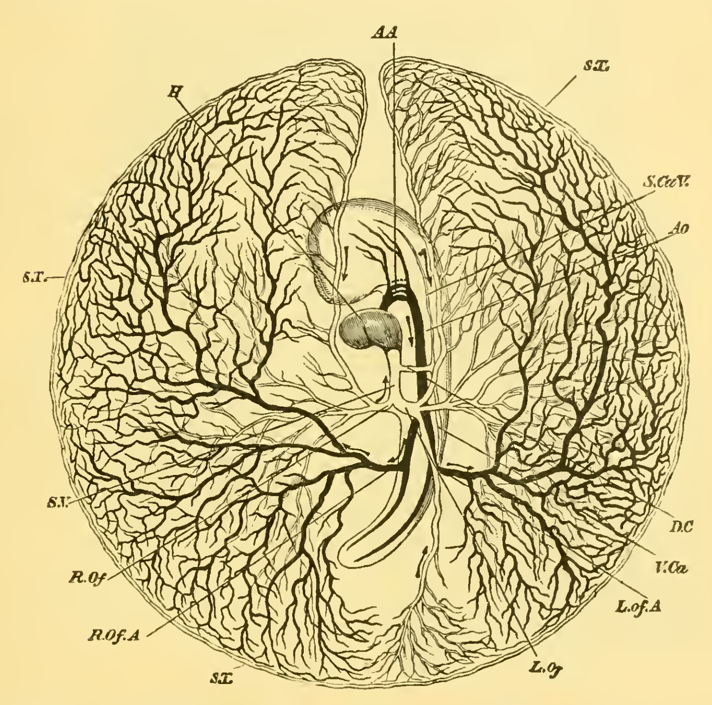


Fig. 197. **Dotter-Gefässe im Fruchthofe des Hühner-Keims,** am Ende des dritten Brütetages, nach BALFOUR. Der abgelöste Fruchthof ist von der Bauchseite gesehen; die Arterien sind schwarz, die Venen hell gezeichnet. *H* Herz. *AA* Aortenbogen. *Av* Aortenstamm. *ROfA* Rechte Dotter-Arterie. *ST* Sinus terminalis. *LOf* und *ROf* Linke und rechte Dottervene. *SV* Sinus venosus. *DC* Ductus Cuvieri. *ScaV* und *VCa* Vordere und hintere Cardinal-Vene.

Dottersack erscheint zuletzt von einem Gefässnetze überzogen. Diese Blutgefässe haben die Aufgabe, Nahrungsstoffe aus dem Inhalte des Dottersackes zu sammeln und dem embryonalen Körper zuzuführen. Das geschieht durch Venen, durch rückführende Gefässe, welche erst vom Fruchthofe und später vom Dottersacke in das hintere Ende des Herzens hineintreten. Diese Venen heissen Dotter-Venen (*Venae vitellinae*); sie werden auch häufig Nabelgekrös-Venen (*Venae omphalomesentericae*) genannt.

Der erste Blutkreislauf des Embryo (Fig. 197—200) zeigt also bei den drei höheren Wirbelthier-Klassen folgende einfache Anordnung: Das ganz einfache schlauchförmige Herz (Fig. 200 *d*) spaltet sich vorn sowohl als hinten in zwei Gefässe. Die hinteren Gefässe sind die zuführenden Dottervenen. Sie nehmen Nahrungssubstanz aus der Keimblase oder dem Dottersack auf und führen diese dem Embryokörper zu. Die vorderen Gefässe sind die abführenden Kiemenbogen-Arterien, welche als aufsteigende Aortenbogen das vordere Darmende umschlingen und in dem Aorten-Stamm sich vereinigen. Die beiden Aeste, die aus der Spaltung dieser Hauptarterie entstehen, die „primitiven Aorten", geben rechts und links die Dotter-Arterien ab, welche aus dem Embryokörper

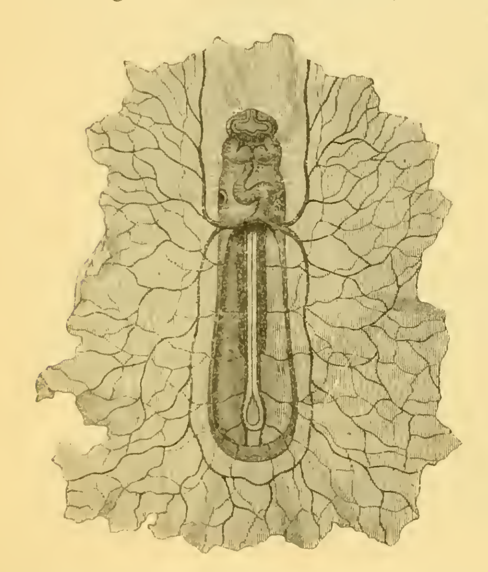


Fig. 198. Kahnförmiger Keim des Hundes, von der Bauchseite, etwa 10mal vergrössert. Vorn ist unter der Stirn das erste Paar Kiemenbogen sichtbar; darunter das S-förmig gebogene Herz, neben welchem seitlich die beiden Gehörbläschen liegen. Hinten spaltet sich das Herz in die beiden Dottervenen, die sich im (ringsum abgerissenen) Fruchthof ausbreiten. Im Grunde der offenen Bauchhöhle liegen zwischen den Urwirbeln die primitiven Aorten, von denen fünf Paar Dotterarterien ausgehen. (Nach Bischoff.)

austreten und in den Fruchthof übergehen. Hier und in der Peripherie der Nabelblase unterscheidet man zwei Schichten von Gefässen, die oberflächliche Arterien-Schicht und die untere Venen-Schicht. Beide hängen zusammen. Anfangs ist dieses Gefäss-System nur über die Peripherie des Fruchthofes bis zu dessen Rande ausgedehnt. Hier am Rande des dunkeln Gefässhofes vereinigen sich alle Aeste in einer grossen Randvene (*Vena terminalis*, Fig. 200 *a*). Später verschwindet diese Vene, sobald im Laufe der Entwickelung die Gefässbildung weiter geht, und dann überziehen die Dotter-Gefässe den ganzen Dottersack. Mit der Rückbildung des Nabelbläschens werden natürlich auch diese Gefässe rückgebildet, welche bloss in der ersten Zeit des Embryo-Lebens von Bedeutung sind.

An die Stelle dieses ersten Dottersack-Kreislaufes tritt später

der zweite Blutkreislauf des Embryo, derjenige der Allantois. Es entwickeln sich nämlich mächtige Blutgefässe auf der Wand des Ur-Harnsackes oder der Allantois, ebenfalls aus dem Darmfaserblatte. Diese Gefässe werden grösser und grösser und hängen auf das engste mit den Gefässen zusammen, welche sich im Körper



Fig. 199. **Keimschild und Fruchthof** eines Kaninchens, bei dem die erste Anlage der Blutgefässe erscheint, von der Bauchseite gesehen, etwa 10mal vergrössert. Das hintere Ende des einfachen Herzens (*a*) spaltet sich in zwei starke Dottervenen, welche in dem dunkeln (auf dem schwarzen Grunde hell erscheinenden) Fruchthofe ein Gefässnetz bilden. Am Kopfende sieht man das Vorderhirn mit den beiden Augenblasen (*b*, *b*). Die dunklere Mitte des Keimes ist die weit offene Darmhöhle. Beiderseits der Chorda sind 10 Urwirbel sichtbar. (Nach Bischoff.)

des Embryo selbst entwickeln. So tritt allmählich die secundäre Allantois-Circulation an die Stelle der ursprünglichen, primären Dottersack-Circulation. Nachdem die Allantois bis an die Innenwand des Chorion herangewachsen ist und sich in die Placenta verwandelt hat, vermitteln ihre Blutgefässe allein die Ernährung des Embryo. Sie heissen Nabel-Gefässe (*Vasa umbilicalia*), und sind ursprünglich doppelt: ein Paar Nabel-Arterien und ein Paar Nabel-Venen. Die beiden Nabel-Venen (*Venae umbilicales*, Fig. 172 *u*, 173 *u*), welche Blut aus der Placenta zum Herzen hinführen, münden anfänglich in die vereinigten Dotter-Venen ein. Später vergehen die letzteren und zugleich verschwindet die rechte Nabel-Vene ganz, so dass nunmehr bloss ein einziger,

mächtiger Venen-Stamm, die linke Umbilical-Vene, alles ernährende Blut von der Placenta in das Herz des Embryo führt. Die beiden Arterien der Allantois oder die Nabel-Arterien (*Arteriae umbilicales*, Fig. 172 *n*, 173 *n*) sind weiter Nichts als die letzten, hintersten Enden der beiden primitiven Aorten, die sich später

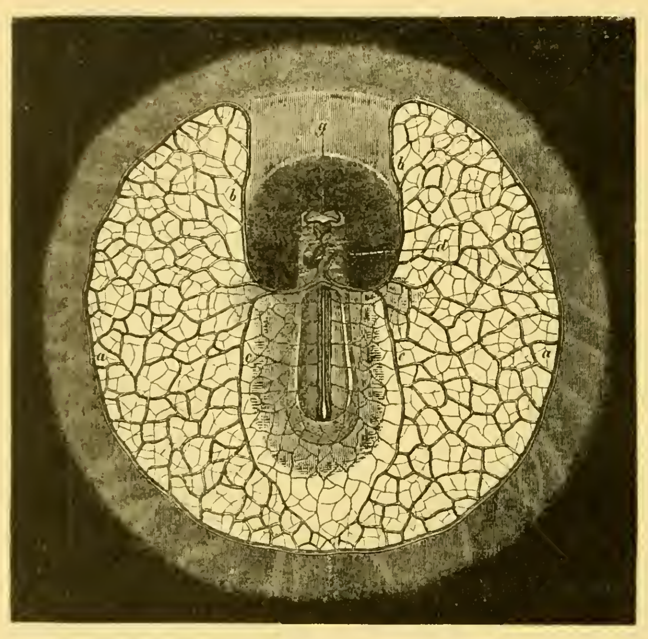


Fig. 200. **Keimschild und Fruchthof** eines Kaninchens, bei dem das erste Blutgefäss-System völlig ausgebildet ist, von der Bauchseite gesehen, etwa 5mal vergrössert. Das hintere Ende des S-förmig gekrümmten Herzens (*d*) spaltet sich in zwei starke Dottervenen, von denen jede einen vorderen Ast (*b*) und einen hinteren Ast (*c*) abgiebt. Die Enden derselben vereinigen sich in der ringförmigen Grenzvene (*a*). In dem Fruchthofe ist das gröbere (tiefer gelegene) venöse Netz und das feinere (mehr oberflächlich gelegene) arterielle Netz sichtbar. Die Dotter-Arterien (*f*) münden in die beiden primitiven Aorten (*e*). Der dunkle Hof, welcher wie ein Heiligenschein den Kopf umgiebt, entspricht der Vertiefung der Kopfkappe. (Nach Bischoff.)

mächtig entwickeln. Erst nach Beendigung des neunmonatlichen Embryo-Lebens, wenn der menschliche Embryo durch den Geburts-Akt als selbständiges physiologisches Individuum in die Welt tritt, hört die Bedeutung dieses Nabelkreislaufes auf. Der Nabelstrang (Fig. 186 *al*), in welchem jene mächtigen Blutgefässe vom Embryo zur Placenta gehen, wird mit der letzteren als sogenannte „Nachgeburt“ entfernt, und gleichzeitig mit der Lungen-Athmung erscheint nun eine ganz neue, auf den Körper des Kindes allein beschränkte Form des Blutkreislaufes [107].

Vierzehnte Tabelle.

Uebersicht über die Keimplatten der Wirbelthiere (*Lamellae embryonales*) und ihre Bedeutung für die Fundamental-Organe und Gewebe.

Keimblätter. Blastophylle. *Laminae embryonales.*	**Keimplatten.** Blastoplatten. *Lamellae embryonales.*	**Fundamental-Organe der Wirbelthiere.**	**Gewebe der Wirbelthiere.**
A. Exoderm. Aeusseres Keimblatt. Epiblast oder Ectoblast. Oberes Grenzblatt. Hautblatt.	1. **Hornplatte** *Lamella cornualis.*	1. **Oberhaut** Epidermis.	Epithelial-Gewebe der Oberhaut, der Mundhöhle und der Aftergrube.
	2. **Markplatte** *Lamella medullaris.*	2. **Nervensystem** (Medullarrohr).	Ganglienzellen und Nervenfasern.
	3. **Sinnesplatten** (Locale Producte des Sinnesblattes).	3. **Sinnes-Organe** (Sensilla).	Differenzirte Sinnes-Epithelien.
C. Mesoderm: Producte der Coelom-Taschen. C. I. **Episomiten** (Epimeren). Dorsale Somiten. Ursegmente der Rückenhälfte. „Stammzone" der Amnioten.	4. **Cutisplatte** (*Lamella coriaris*).	4. **Corium** (Lederhaut).	Cutis, Bindegewebe und glatte Muskeln des Mesenchyms.
	5. **Muskelplatte** (*Lamella muscularis*)	5. **Seiten - Rumpfmuskeln** (Myotome)	Animales Muskelgewebe (quergestreift).
	6. **Skeletplatte** (Sclerotome) (*Lamella skleralis*).	6. **Chorda-Scheide** und ihre Fortsätze (Perichorda).	Stützgewebe des Skelets, Knorpel und Knochen.
C. II. **Hyposomiten** (Hypomeren). Ventrale Somiten. Ursegmente der Bauchhälfte. „Seitenplatten" der Amnioten.	7 **Vornieren-Canälchen** (*Nephrotome*).	7. **Pronephridien** Vornieren-Canäle (und spätere Urnieren und Nieren)	Harn-Epithel der Pronephridien und der späteren Nieren-Canälchen.
	8. **Geschlechtsplatte** (*Gonotome*).	8. **Gonaden** (Ovarien und Spermarien).	Gonidien (Eizellen und Spermazellen).
	9. **Gefäss-Stränge** (*Vasa sanguifera*).	9. **Dorsal-Arterie** (Aorta) und Ventral-Vene (Herz).	Gewebe der Gefäss-Wände. Lymphzellen.
	10. **Gekrösplatte** *Lamella mesenterica.*	10. **Mesenterium** und Darm-Muskelwand.	Glatte Muskeln und Mesenchym des Darms.
B. Entoderm Inneres Keimblatt. Hypoblast oder Endoblast. Unteres Grenzblatt. Darmblatt.	11. **Chordaplatte** (*Chorda-Endoblast*).	11. **Chorda** (**Axenstab**) *Chorda dorsalis.*	Chorda-Gewebe.
	12. **Darmdrüsenplatte** *Lamella enteralis.*	12 a. **Kopfdarm**, Cephalogaster, Kiemendarm.	12 a. Respiratorisches Epithel des Schlundes und Kiemen-Korbes, der Hypobranchial - Rinne und der Lungen.
		12 b. **Rumpfdarm**, Hepatogaster, Leberdarm	12 b. Digestives Epithel von Magen, Leber, Dünndarm und Dickdarm.

Erklärung von Tafel XII und XIII.

Menschliche Embryonen in den Keimhüllen.

Die sechs Figuren dieser beiden Tafeln sind copirt aus den schönen Tafeln über „Die Entwickelung des Menschen und des Hühnchens im Eie", welche von Professor Erdl in München in Stahl gestochen und 1845 veröffentlicht wurden. Alle sechs Figuren stellen menschliche Embryonen in natürlicher Grösse vor, umgeben von ihren Keimhüllen. In den ersten vier Figuren (aus der zweiten bis sechsten Woche der Entwickelung) ist die Zottenhaut (Mallochorion) aufgeschnitten und man sieht den kleinen Embryo umschlossen vom Amnion. Das kleine Nabelbläschen (oder der rudimentäre Dottersack) hängt an einem dünnen Stiele aus dem Bauche des Embryo hervor und liegt im Pericoelom oder Serocoelom (der extraembryonalen Leibeshöhle). Vergl. auch Taf. XIV.

Taf. XII, Fig. 1. **Ein menschlicher Embryo mit den Keimhüllen von ungefähr 10 Tagen,** in natürlicher Grösse (Erdl, Taf. III, Fig. 1).

Taf. XII, Fig. 2. **Ein menschlicher Embryo mit den Keimhüllen von ungefähr 14 Tagen,** in natürlicher Grösse (Erdl, Taf. III, Fig. 2).

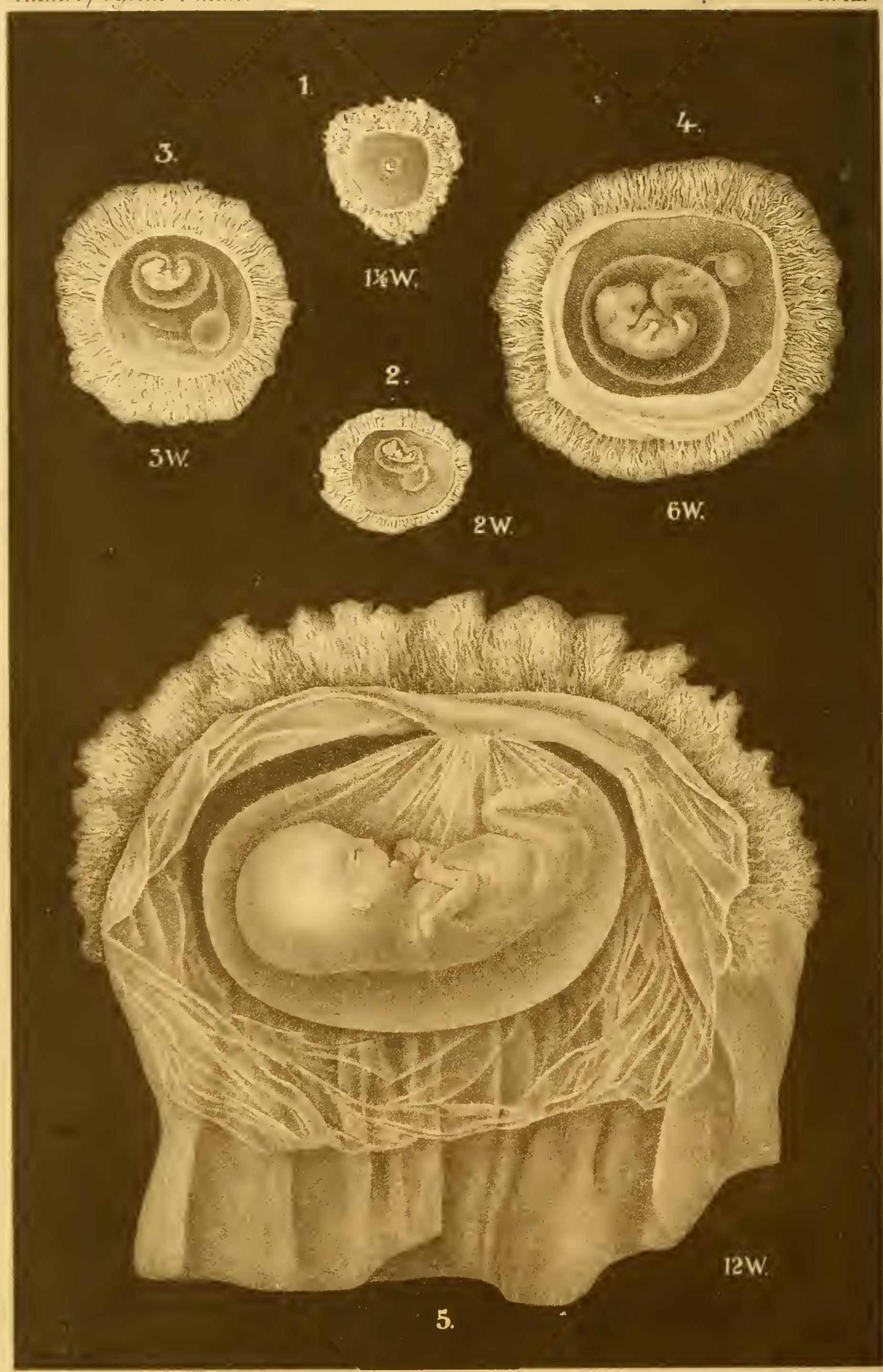
Taf. XII, Fig. 3. **Ein menschlicher Embryo mit den Keimhüllen von 3 Wochen,** in natürlicher Grösse (Erdl, Taf. III, Fig. 3).

Taf. XII, Fig. 4. **Ein menschlicher Embryo mit den Keimhüllen von 6 Wochen,** in natürlicher Grösse (Erdl, Taf. III, Fig. 5).

Taf. XII, Fig. 5. **Ein menschlicher Embryo von 12 Wochen,** innerhalb der Keimhüllen, in natürlicher Grösse (Erdl, Taf. XI, Fig. 2). Der Embryo ist vollständig in dem mit Fruchtwasser gefüllten Amnionsack eingeschlossen, wie in einem Wasserbade. Der Nabelstrang, welcher vom Nabel des Embryo zum Chorion hingeht, ist scheidenartig von einer Fortsetzung des Amnion überzogen, welches an seiner Anheftungsstelle Falten schlägt. Oben bilden die dicht zusammengedrängten und verästelten Chorion-Zotten den Gefässkuchen oder die Placenta. Der untere Theil des Chorion (aufgeschnitten und in viele zarte Falten gelegt) ist glatt und zottenlos. Unter demselben hängt noch in gröberen Falten die ebenfalls aufgeschnittene und ausgebreitete „Decidua des Uterus" oder die „hinfällige Haut des Fruchtbehälters" herab. Kopf und Gliedmaassen sind schon bedeutend entwickelt.

Taf. XIII. **Ein menschlicher Embryo von fünf Monaten,** in natürlicher Grösse (Erdl, Taf. XIV). Der Embryo ist von dem zarten durchsichtigen Amnion umschlossen, welches vorn durch einen Schnitt geöffnet ist, so dass Gesicht und Gliedmaassen aus der Schnittöffnung frei hervorschauen. Der Rücken ist gekrümmt, die Gliedmaassen angezogen, so dass der Embryo in der Eihöhle möglichst wenig Raum einnimmt. Die Augenlider sind geschlossen. Vom Nabel aus geht der dicke Nabelstrang, schlangenförmig gewunden, über die rechte Schulter auf den Rücken und von dort zur schwammigen Placenta (rechts unten). Die äussere, dünne, vielfach in Falten gelegte Hülle ist die äussere Eihaut oder das Chorion.



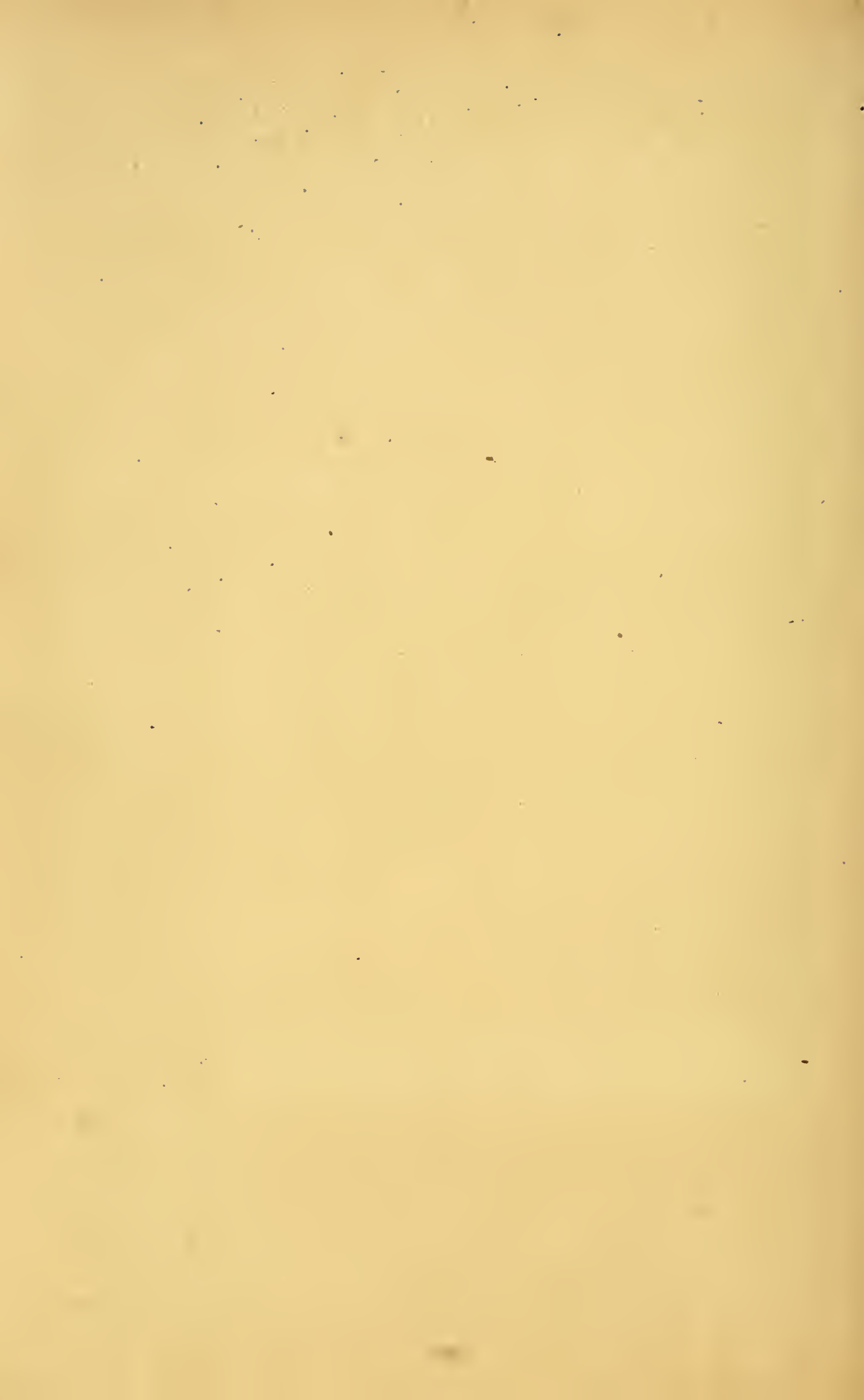


Nach Erdl. Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

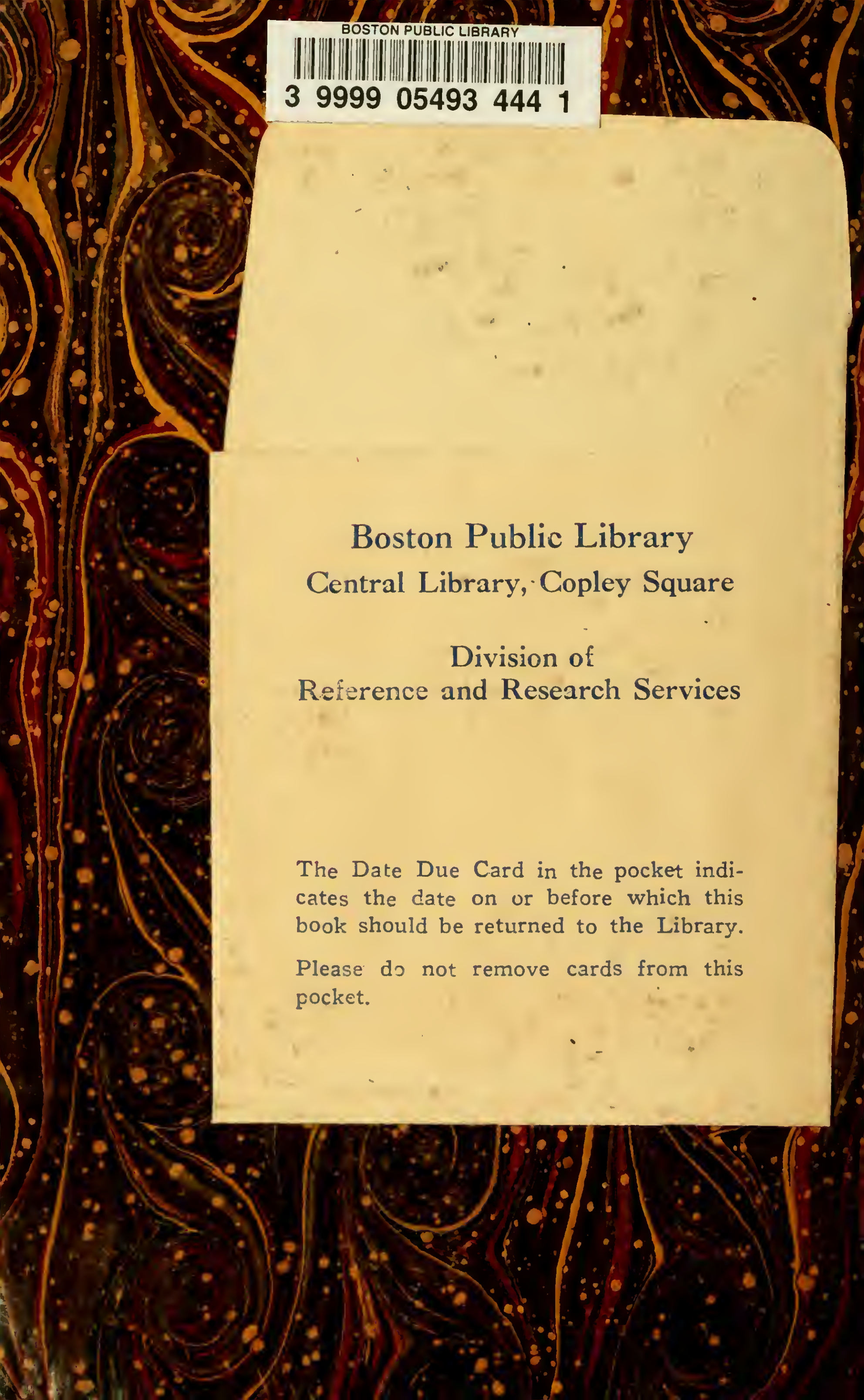


Nach Erdl

Giltsch Jena






BOSTON PUBLIC LIBRARY
3 9999 05493 444 1
Boston Public Library
Central Library, Copley Square
Division of
Reference and Research Services
The Date Due Card in the pocket indicates the date on or before which this book should be returned to the Library.
Please do not remove cards from this pocket.



